

SÉRIE A, N° 1362

N° D'ORDRE :

2227

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Germaine COUSIN

ASSISTANT A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

1^{re} THÈSE. — ETUDE EXPÉRIMENTALE DE LA DIAPAUSE DES INSECTES.

2^e THÈSE. — ETUDE BIOLOGIQUE D'UN CHALCIDIEN (*Mormoniella vitripennis* WALK).

Soutenues le 23 juillet 1932 devant la Commission d'examen.

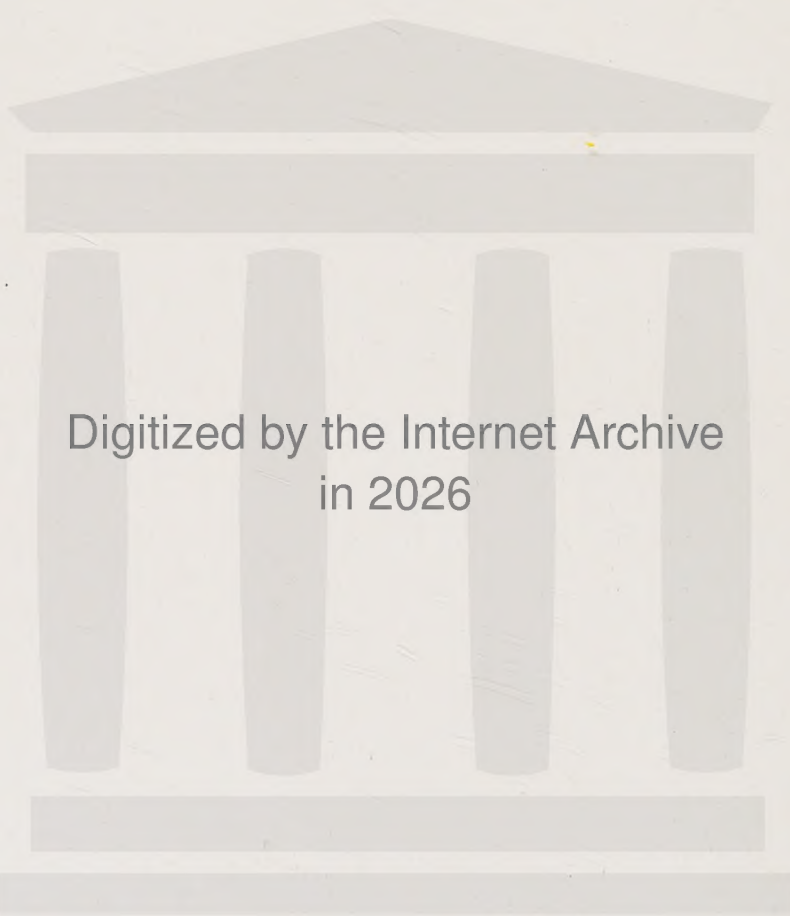
MM. Et. RABAUD.....	Président.
A. MICHEL-LÉVY.....	} Assesseurs.
F. PICARD.....	

PARIS

Édition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1932

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE
DE LA
DIAPAUSE DES INSECTES



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A, N° 1362

N° D'ORDRE :

2227.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Germaine COUSIN

ASSISTANT A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

1^{re} THÈSE. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA DIAPAUSE DES INSECTES.

2^e THÈSE. — ÉTUDE BIOLOGIQUE D'UN CHALCIDIEN (*Mormoniella vitripennis* WALK.).

Soutenues le juillet 1932 devant la Commission d'examen.

MM. Et. RABAUD... ..	Président.
A. MICHEL-LÉVY.....	{ Assesseurs.
F. PICARD.....	

PARIS

Édition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

—
1932

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyen honoraire.... M. MOLLIARD.

Profess. honoraires. { H. LE CHATELIER. A. LEDUC.
H. LEBESGUE. EMILE PICARD.
A. FERNBACH. RÉMY PERRIER.

E. GOURSAT.....	Analyse supérieure et algèbre supér.
P. JANET.....	Electrotechnique générale.
F. WALLERANT...	Minéralogie.
P. PAINLEVÉ.....	Mécanique anal. et mécanique céleste.
M. CAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés)
ÉMILE BOREL.....	Calcul des probabilités et phys. mathém.
H. ABRAHAM.....	Physique.
M. MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
E. CARTAN.....	Géométrie supérieure.
GABRIEL BERTRAND	Chimie biologique.
JEAN PERRIN.....	Chimie physique.
L. LAPICQUE.....	Physiologie générale.
M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.
G. URBAIN.....	Chimie générale.
L. MARCHIS.....	Aviation.
E. VESSIOT.....	Théorie des fonctions et th. des transf.
A. COTTON.....	Physique générale.
J. DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.
CHARLES FABRY...	Physique.
R. LESPIEAU.....	Théories chimiques.
P. PORTIER.....	Physiologie comparée.
CHARLES PÉREZ...	Zoologie.
E. BLAISE.....	Chimie organique.
P.-A. DANGEARD..	Botanique.
LÉON BERTRAND...	Géolog. structurale et géolog. appliquée.
E. RABAUD.....	Biologie expérimentale.
G. JULIA.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
PAUL MONTEL.....	Mécanique rationnelle.
V. AUGER.....	Chimie appliquée.
P. WINTREBERT..	Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ.....	Biologie maritime.
EUGÈNE BLOCH....	Physique théorique et phys. céleste.
L. LUTAUD.....	Géogr. physique et géol. dynamique.
HENRI VILLAT....	Mécanique des fluides et applications.
CR. JACOB.....	Géologie.
P. PASCAL.....	Chimie minérale
LÉON BRILLOUIN..	Théories physiques.
E. ESCLANGON....	Astronomie.
H. BENARD.....	Mécanique expérimentale des fluides.
C. MAUGUIN.....	Minéralogie.
L. BLARINGHEM..	Botanique.
A. GUILLIERMOND.	Botanique (P. C. N.).
A. DENJOY.....	Mathématiques générales.
A. DUFOUR.....	Physique (P. C. N.).
H. BÉGHIN.....	Mécanique physique et expérimentale.

E. PECHARD.....	Chimie (Ens. P. C. N.)	M. FRECHET.....	Calcul des probabilités
A. GUILLET.....	Physique.		et phys. math.
M. GUICHARD....	Chimie minérale.	M ^{me} RAMART-LUCAS	Chimie organique.
A. MICHEL-LEVY..	Pétrographie.	FOCH.....	Méc. expér. des fluides.
A. DEREIMS.....	Géologie.	PAUTHENIER....	Physique (P. C. N.).
H. MOUTON.....	Chimie physique.	VILLEY.....	Méc. phys. et expér.
L. DUNOYER.....	Optique appliquée.	De BROGLIE.....	Théories physiques.
M. JAVILLIER....	Chimie biologique.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
ROBERT-LEVY....	Zoologie.	FREUNDLER.....	Chimie (P. C. N.).
A. DEBIERNE....	Radioactivité.	PRENANT.....	Zoologie.
E. DARMOIS.....	Physique.	P. JOB.....	Chimie générale.
G. BRUHAT.....	Physique.	CHRETIEN.....	Optique appliquée.
F. PICARD.....	Zool. (Év. êtres org.)	G. BOHN.....	Zoologie (P. C. N.).
L. JOLEAUD.....	Paléontologie.	R. COMBES.....	Sc. Natur. (P. C. N.).
		GARNIER.....	Mécanique Rationnelle.

Secrétaire.....

Secrétaire honoraire... D. TOMBECK



PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

NOTIONS SOMMAIRES SUR LA DIAPAUSE DES INSECTES

Le cycle vital d'un Insecte comprend toutes les phases successives du développement d'un individu, de l'œuf à la ponte de l'adulte qui en est issu. Dans les conditions normales, les cycles se succèdent, d'une génération à l'autre, avec le même rythme. Toutefois, de multiples observations ont montré, depuis fort longtemps, qu'il existe des modifications du rythme habituel qui se trouve décalé par des périodes d'arrêt dans l'évolution individuelle. Ces périodes d'arrêt sont actuellement désignées sous le nom général de « Diapauses ». Elles peuvent s'insérer dans un cycle individuel à une période quelconque du développement. On connaît des exemples de diapauses embryonnaires, larvaires, nymphales. Parfois même, comme l'imago éclôt souvent dans un état immature, on peut observer une diapause de l'Insecte adulte, correspondant à un arrêt temporaire dans l'évolution des gonades.

Quelle que soit l'époque où se place la diapause, elle est donc caractérisée par un arrêt de développement qui se traduit par une suppression de l'activité et un ralentissement souvent considérable des processus métaboliques. Par son étymologie même, le terme de diapause inclut cette idée de repos. Il a été créé par WHEELER en 1893 pour désigner un moment du développement des Insectes, durant lequel l'embryon cesse de se déplacer à l'intérieur de l'œuf.

Depuis les travaux de WHEELER, on sait en effet que les Insectes, au cours de leur vie embryonnaire, font une série de mouvements sur le vitellus ou à son intérieur. Les déplacements (blastokinèse), variables en amplitude suivant les espèces, sont caractérisés par le passage de l'embryon de la face ventrale à la face dorsale de l'œuf (anatrepis), puis d'un retour à la face ventrale (catatrepis). Entre ces deux mouvements existe une période de repos : c'est la diapause ⁽¹⁾. Le mot définit donc une phase très précise, mais n'inclut pas un arrêt de développement, simplement une immobilité momentanée dans la blastokinèse. C'est par la suite seulement que l'acception du terme a été étendue et appliquée à des phénomènes d'un autre ordre. F. HENNEGUY (1904), dans son traité des Insectes emploie le mot de diapause pour toutes les étapes d'arrêt se produisant à une période quelconque du développement. L'auteur signale seulement la nécessité d'y adjoindre un qualificatif et distingue les diapauses : embryonnaires, larvaires, nymphales.

Dans ces conditions, tous les phénomènes biologiques que recouvre le mot sont aussi multiples que complexes. Il n'en reste pas moins, que le terme, détourné de son attribution originelle, est très explicite. Il se trouve parfaitement approprié, car il ne sous-entend aucun déterminisme du phénomène, ce qui élimine ainsi toute idée préconçue. C'est dans ce sens large que sera compris le mot dans le présent travail.

Sans entrer, dès l'abord, dans l'exposé des causes multiples auxquelles on attribue les diapauses, il est nécessaire de relier les faits que désigne le terme aux très nombreuses observations de faits de même ordre, mais qui ont été présentées sous des appellations différentes. En effet, les travaux les plus anciens traitant de la biologie des Insectes relatent, chez ces derniers, des états temporaires de vie ralentie. Ces états, coïncidant généralement avec des conditions spéciales du milieu, ont été appelés dans certains cas : soit torpeur hivernale ou hibernation, soit estivation. Dans le premier cas, la période de stationnement est attribuée à l'influence du froid de l'hiver, dans l'autre

(¹) Le texte de WHEELER (1893) est le suivant : « The ascending movement I shall designate as *anatrepis*, the descending as *katatrepis*, the intervening resting stage as the *diapause*. The general term *blastokinesis* may be used to include all the oscillatory movements of the germ band » (p. 68).

cas, à l'influence des températures élevées et de la sécheresse de l'été.

L'abondance des observations sur ce sujet montre l'importance qu'on lui a accordé, et la désignation même de ces arrêts d'activité ou de développement, définis par des mots aussi explicites qu'hibernation ou estivation, souligne la préoccupation d'une recherche des causes du phénomène et indique combien, d'une manière intuitive ou raisonnée, on accorde d'influence aux facteurs du milieu. Mais, la plupart des travaux bornent l'explication au mot et se limitent à signaler des faits. C'est dans ces dernières années seulement que le problème des diapauses fût abordé d'une manière vraiment scientifique, soit par des observations systématiques dans la nature, soit par l'expérimentation.

Les premières observations fournissent surtout des documents concernant le stade évolutif où se produit la diapause, ainsi que sa durée. Puis, l'attention retenue par l'apparence cyclique du phénomène, divers auteurs ont alors orienté leur travail vers la recherche des causes déterminantes de ces suspensions évolutives (K.-W. BABCOCK 1927, H.-L. PARKER 1927, F. PICARD 1923, A. PICTET 1913, E. ROUBAUD 1922, etc.).

Pour les uns, les causes résideraient dans l'influence prépondérante, sinon exclusive des facteurs externes, pour les autres, dans l'influence dominante de facteurs internes, sous la dépendance indirecte du milieu, ou sans relations avec lui.

Elargissant encore la question, divers auteurs ont parfois envisagé la diapause comme une réaction adaptative de l'organisme favorisant la persistance des Espèces : (J. PANTEL 1910, E. ROUBAUD 1929), ou encore comme un phénomène rythmique, héréditaire, qui, sans exclure l'adaptation initiale, finit par s'insérer dans le dynamisme de l'espèce, en dehors des causes qui l'ont créé (K.-W. BABCOCK 1927, A. PICTET 1921, etc.).

Il est impossible de donner dans ce bref exposé un aperçu exact de toutes les questions soulevées par la diapause, ni des interprétations auxquelles elle a donné lieu. Ces problèmes seront examinés et discutés en même temps que les résultats de ce travail. Je me bornerai ici, à donner quelques exemples de diapause de l'œuf, de la larve, de la nymphe et de l'adulte

des Insectes, afin de justifier le choix du matériel employé dans la partie expérimentale qui suit.

L'exemple classique de diapause à l'état embryonnaire est donné par l'œuf de *Bombyx mori* L. Il existe différentes races de vers à soie. Les unes, univoltines, ont une seule génération par an, les autres, bivoltines et polyvoltines, ont deux ou plusieurs générations dont le développement plus rapide dure une dizaine de jours seulement. La période qui sépare la ponte de l'éclosion de l'œuf des races univoltines est au contraire extrêmement longue, du milieu de juin au commencement de mai de l'année suivante. L'évolution embryonnaire, au lieu de 10 jours, dure en fait 10 mois. Dans ce dernier cas, le développement commence normalement, mais s'arrête au bout de 3 ou 4 jours pour reprendre seulement quelques jours avant l'éclosion.

Pendant toute la période qui sépare les deux étapes de développement embryonnaire actif, l'œuf peut être considéré comme en diapause. Le métabolisme n'est pas suspendu, il est seulement extrêmement ralenti (E. DUCLAUX 1878). Il est à peine utile de remarquer, ici, combien cette dernière façon de considérer la diapause s'éloigne des faits de blastokinèse et, de quelle manière, même en ce qui concerne l'œuf, le mot de diapause a été détourné de son sens originel.

Parmi les arrêts de développement au cours de la vie post-embryonnaire des Insectes, les phases de repos à l'état larvaire, ont été, depuis longtemps et très fréquemment signalées. C'est d'ailleurs à ce stade que la diapause est sans doute la plus habituelle. On peut citer comme exemple l'évolution larvaire d'un Chalcidien : *Mormoniella vitripennis* Walk. (*Nasonia brevicornis* Ashm.) dont le développement complet, à une température de 20°, dure une quinzaine de jours, exception faite de certains individus qui, une fois leur croissance terminée, demeurent à l'état larvaire et persistent à ce stade pendant un temps variable, pouvant durer quelques semaines, plusieurs mois, voire un ou deux ans. Pendant la diapause, la larve garde une immobilité absolue et réagit fort peu ou pas aux excitations.

Des diapauses à l'état nymphal se rencontrent chez un grand nombre de Lépidoptères dont la chrysalide passe plusieurs mois de vie ralentie avant d'éclore, alors que les chrysalides de la

même espèce peuvent parfois avoir un temps de métamorphose beaucoup plus court. C'est, entre bien d'autres, le cas de *Mamestra brassicae* L. relaté par PICTET en 1905.

D'autres fois, la diapause se produit chez l'adulte. L'Insecte effectue sans arrêt son développement (croissance, mues larvaires et métamorphose). Une fois ces étapes franchies, l'animal subit une période de repos se traduisant par un métabolisme ralenti et par une inactivité absolue ou relative. Cet état s'observe chez des adultes aux gonades immatures, il dure plusieurs mois, à l'expiration desquels l'Insecte se réveille, reprend son métabolisme normal et son activité, mûrit ses œufs et pond. Des exemples de cet ordre sont en particulier fournis par *Orthacanthacris ægyptia* L. (P. GRASSÉ 1922, B. P. UVAROV 1928), et certains Diptères dont *Culex pipiens* L., *Musca corvina* F., etc. : (E. ROUBAUD 1923, 1930).

Il serait facile de multiplier les exemples de ces périodes de vie latente qui affectent les Insectes à l'un ou l'autre stade de leur évolution. Il faut cependant ajouter qu'il n'y a aucune relation entre la période où se place la diapause et la parenté morphologique des espèces. Ainsi, WARNEBURG en 1854 et K. SAJO en 1896 admettent que, parmi les seuls Lépidoptères d'Europe, 4,3 0/0 des espèces entrent en diapause à l'état d'œuf, 66 0/0 pendant la période prénymphe, 28,2 0/0 au cours de la métamorphose et 1,5 0/0 pendant la vie de l'adulte.

En considérant un grand nombre d'exemples de diapauses d'Insectes, il semblerait que, pour une même espèce, l'arrêt de développement, lorsqu'il a lieu, se produit obligatoirement à une phase déterminée de l'évolution. On observe pourtant des exceptions nombreuses, entre autres *Pieris brassicae* L. dont la période de vie latente a lieu aussi bien sous forme de chrysalide que de chenille (A. PICTET 1918, F. PICARD 1923).

En dépit de la diversité des stades susceptibles d'être affectés de diapause chez des espèces éloignées, voisines ou parfois chez la même espèce, le phénomène serait relativement facile à étudier si chaque génération présentait le même type de développement. Mais, il n'en est pas toujours ainsi. En effet, l'étude des cycles successifs d'Insectes divers, vivant dans leur milieu

habituel, amène à considérer plusieurs modalités de développement.

Le cas le plus simple peut être illustré par l'exemple des *Drosophiles*. On peut obtenir de cette espèce des quantités indéfinies de générations, qui, dans certaines conditions, se succèdent régulièrement sans le moindre arrêt à aucun stade. Un autre cas, très simple encore, où chaque génération parcourt son cycle dans un temps défini et toujours le même est représenté par toutes les espèces à cycle annuel. Ce sont les espèces univoltines dont chaque génération présente une phase d'arrêt.

Les faits deviennent plus compliqués dès qu'on étudie les espèces bi- ou polyvoltines. Ici, à une ou plusieurs générations à cycle rapide, succède une génération au cours retardé. Un nombre déterminé de générations normales précède donc et suit la génération spéciale qui présente la diapause.

Les travaux qui abordent la question d'une manière objective sont rares ; par contre, les observations d'état de diapause chez les Insectes les plus divers sont numériquement considérables, mais elles sont généralement brèves, dispersées, incomplètes et trop souvent contradictoires, ce qui, dans l'ensemble, montre le problème comme difficile à résoudre.

La plupart des travaux de E. ROUBAUD parus de 1922 à 1931 sont consacrés à cette question. Il l'envisage surtout d'une manière théorique. A la suite de ses premières études, cet auteur établit une classification des Insectes qui seraient divisés en deux groupes représentant chacun un type de développement : les « homodynames » et les « hétérodynames ». Cette classification se retrouve dans toutes les publications ultérieures de E. ROUBAUD et caractérise un des points essentiels de sa théorie de la diapause.

Les « homodynames » seraient représentés par tous les Insectes dont le développement se poursuit d'une manière identique de génération en génération. C'est le cas des *Drosophiles* citées plus haut.

Les « hétérodynames » seraient représentés par toutes les espèces bi- ou polyvoltines où les générations qui se suivent sont caractérisées par des dissemblances dans la durée de leur développement, en dépit des conditions de milieu identiques.

Les lignées d'Insectes « homodynames » auraient donc une

puissance d'évolution uniforme et constante. Ces « homodynames » peuvent cependant entrer en diapause dans certaines conditions, particulièrement sous l'influence du froid. Mais, comme chacun sait, le froid ralentit normalement les échanges chez les poikilothermes et entraîne corrélativement un ralentissement, ou même un arrêt du développement. Cette torpeur due au froid n'est pas considérée par E. ROUBAUD comme une diapause.

Donc, les « homodynames » ne présenteraient jamais de diapause, celle-ci caractérise exclusivement, d'après l'auteur, les Insectes « hétérodynames ». C'est alors une sorte d'arrêt cyclique spontané, irrésistible, indépendant de tout facteur externe et indispensable à la conservation de l'espèce.

L'expérimentation montrera, plus loin, combien il est difficile d'établir une classification aussi rigoureuse du mode de développement des Insectes, et qu'il est parfaitement arbitraire de séparer ceux-ci en deux groupes tranchés, « homodynames » et « hétérodynames ». De plus, si on s'en tient au sens strict des mots, et à la définition que leur auteur lui-même en donne, on se voit obligé de ranger toutes les espèces univoltines (comme certaines races de vers à soie et quantité d'Insectes à cycle annuel), c'est-à-dire d'espèces à cycle régulier, dans la catégorie des « homodynames », ce qui altère, semble-t-il, l'idée que E. ROUBAUD suggère lorsqu'il définit ce groupe. On a donc dans ce cas une catégorie particulière d'homodynames qui a les caractéristiques physiologiques des hétérodynames où le rythme de diapause obligatoire survient à chaque génération.

Que faire encore de tous les Insectes dont la biologie est comparable à celle du coléoptère *Haltica ampelophaga* GUER. décrite par F. PICARD ? (1926). Chez cette espèce tous les individus subissent un arrêt en même temps, quelle que soit la génération à laquelle ils appartiennent et malgré la température élevée de septembre.

Comme le terme d'« hétérodynome » sous-entend diapause obligatoire, rythmique, ces *Haltica* sont « hétérodynames » incontestablement, mais quelle est la complexité de leur rythme ?

Un autre cas, entre bien d'autres, est encore signalé par F. PICARD (1923). Il s'agit, cette fois, du Chalcidien *Melittobia*

acasta WALK. Cette espèce se montre « homodyname » tant que la température est élevée ; que le froid survienne au cours de la croissance, la diapause s'installe et persiste malgré une élévation thermique. Donc, comme cet auteur l'a montré, la diapause n'est pas obligatoire, et on est obligé de conclure avec lui que *M. acasta* n'est pas « hétérodynome », malgré une diapause qui correspond aux caractéristiques de celle de ce groupe, mais elle n'est pas « homodyname » non plus.

Il est donc certain que cette classification, fort impressionnante au premier abord, ne saurait être admise. Il lui reste le mérite incontestable d'avoir attiré l'attention sur les faits, sur l'intérêt de leur groupement et sur leur cause présumée.

A la suite de cette classification de E. ROUBAUD (1922), et d'observations multiples de nombreux auteurs, il reste actuellement la tendance de faire une distinction entre les arrêts de développement dus à l'influence contrôlable des facteurs externes défavorables et suivis d'une reprise de l'évolution dès que les conditions s'améliorent pour la vie de l'Insecte, et les arrêts de développement dits spontanés, qui semblent être indépendants des fluctuations du milieu extérieur. On ne peut nier que certains arrêts de développement, lorsqu'ils sont étudiés expérimentalement sur des Insectes récoltés dans leur milieu naturel, présentent un état de diapause qu'il serait *à priori* téméraire d'attribuer à une action proche ou lointaine des facteurs externes.

Sans même discuter actuellement des rapports possibles de ces deux modalités de diapause avec l'action du milieu, on se rend rapidement compte de la fragilité de la distinction en examinant les faits. Certaines espèces, dont *Lucilia sericata* Meig, données comme possédant des arrêts spontanés (E. ROUBAUD 1922, 1931), montrent au contraire des arrêts rigoureusement déterminés, ainsi que j'ai pu l'observer. Sans entrer dans une énumération de résultats qui ressortent plus de l'expérimentation que de l'observation dans la nature, il est symptomatique de constater, que la plupart des cycles spécifiques et des arrêts rythmiques ont une périodicité annuelle, c'est-à-dire une coïncidence remarquable et qui semble révélatrice, avec les rythmes saisonniers.

Multiplier les termes pour définir un phénomène aussi

nuancé quant à ses causes, à sa durée, au stade ou à la génération qu'il affecte, mais aussi défini quant à son expression : arrêt de l'activité, ralentissement du métabolisme et du développement, ne peut apporter que de la confusion. C'est pourquoi, à la suite de F. HENNEGUY (1904), je qualifie de « diapause » tous les arrêts d'activité et d'évolution accompagnés d'un ralentissement du métabolisme, quelles qu'en soient les causes déterminantes. J'ajouterai seulement que, pour être défini, chaque cas particulier de diapause demande, non seulement une observation dans la nature, mais une étude expérimentale qui permette de spécifier les causes externes ou physiologiques, ou les causes souvent complexes qui déterminent le phénomène.

J'ai commencé ce travail en partant de ces notions d'espèces « homodynames » et « hétérodynames », de diapauses conditionnelles ou spontanées et j'ai pensé que le premier point à éclaircir était celui du rythme de la diapause au cours des lignées.

Il était donc indispensable de choisir comme matériel pour l'expérimentation une espèce qualifiée d' « hétérodynamie », mais à cycle individuel court, afin d'observer le plus grand nombre possible de générations successives ; de plus, une espèce prolifique, afin de ne pas être limitée dans les expériences et de pouvoir établir des moyennes.

La diapause étant donnée comme pouvant avoir l'allure d'un phénomène rythmique, il est impossible de faire des déductions vraies en observant des animaux recueillis dans la nature. Il est donc obligatoire d'avoir des élevages méthodiquement suivis pour pouvoir mettre en évidence le rythme et, s'il existe, sa périodicité et le maintien de sa régularité au cours des générations.

L'étude de la diapause implique la recherche de la cause du phénomène. Même en l'admettant comme épisode inéluctable dans une lignée, il faut connaître tous les facteurs externes ou autres qui agissent sur les animaux en expérience. Le premier point de base est donc d'établir les conditions d'existence optima de l'espèce étudiée et cela dans ses générations à évolution rapide.

Les Muscides, entre autres, avec leur fécondité bien connue

et leur cycle individuel normal établi par une série de travaux qui traitent de l'influence de la température sur l'accélération du développement (par exemple ceux de L. M. PEAIRS 1927) remplissent parfaitement les conditions précédentes.

De plus, la classification des types de développement des Insectes établie par E. ROUBAUD a pour origine l'observation d'Insectes de ce groupe, ce qui donne au choix des Muscides pour l'étude de la diapause un surcroît d'intérêt.

J'ai choisi, comme espèces : *Lucilia sericata* Meig, *Calliphora erythrocephala* Meig, *Phormia grænländica* Zett; puis deux autres espèces prises dans d'autres ordres : *Mormoniella vitripennis* Walk. et *Galleria mellonella* L.

Dès les premiers essais d'élevage, *C. erythrocephala* a montré une parfaite régularité dans la succession des générations, c'est alors que j'ai fait porter la plus grande partie des expériences sur *L. sericata*, espèce « hétérodyname » ou du moins étudiée comme telle par E. ROUBAUD, et point de départ de son interprétation.

J'ai tout d'abord cherché les conditions optima nécessaires au développement de *L. sericata*, puis j'ai fait varier les conditions de milieu afin de chercher les relations entre les fluctuations du milieu et la marche du développement. Il a été aussi nécessaire d'envisager isolément l'action de chaque facteur, puis l'action combinée de plusieurs facteurs sur chaque stade particulier du développement, puis enfin d'envisager l'influence d'un ou plusieurs facteurs à un stade déterminé, et la répercussion possible de leur action sur les stades ultérieurs de l'Insecte.

Ayant réussi à provoquer expérimentalement la diapause de *L. sericata*, j'ai cherché à rompre cette diapause et étudié les relations entre les causes des arrêts de développement et les facteurs susceptibles de provoquer la reprise de l'évolution.

J'ai tenté ensuite d'analyser, d'une manière comparative, soit par des pesées, soit par des mesures de métabolisme, l'évolution des larves normales et des larves qui vivent pendant une période de leur cycle à l'état de diapause.

La même méthode de travail m'a permis d'étudier rapidement le cycle des divers autres Muscides cités plus haut : *Calliphora erythrocephala*, *Phormia grænländica*, ainsi que celui du Chalcidien *Mormoniella vitripennis*.

Dans la dernière partie de ce mémoire j'ai cherché à relier les diverses modalités de diapause de ces Insectes aux diapauses précédemment étudiées par de nombreux auteurs, soit sur des Insectes observés dans leur milieu naturel ou dans des milieux artificiels variés.

*
* *

Ce travail a été exécuté au Laboratoire de Biologie expérimentale de la Faculté des Sciences de Paris. Je remercie M. Etienne RABAUD à qui je dois une profonde gratitude. En me confiant les fonctions d'assistant dans son laboratoire il m'a permis d'aborder une étude biologique de longue durée. Je lui garde une vive reconnaissance pour la sollicitude bienveillante et amicale avec laquelle il a suivi toute la marche de mon travail.

Je remercie également M. François PICARD qui m'a signalé l'intérêt de l'étude de la diapause. J'ai eu souvent recours à sa connaissance de la biologie des Insectes. Ses conseils et l'intérêt qu'il a toujours montré pour mes recherches m'ont été d'une aide précieuse.

Les mesures de métabolisme données dans ce travail ont été faites par mon amie Mme L. PLANTEFOL, au Laboratoire d'Histoire Naturelle des Corps organisés du Collège de France. Je tiens à lui exprimer toute ma gratitude pour l'obligeance affectueuse qu'elle m'a toujours témoignée et pour les conseils qu'elle m'a donnés pour établir les expériences qui m'ont permis de comparer le métabolisme des *Lucilia* aux diverses phases de leur cycle.

CHAPITRE II

CONDITIONS D'ÉLEVAGE DE *LUCILIA SERICATA*

Avant d'aborder la partie expérimentale de ce travail, il m'a semblé nécessaire de rappeler quelques indications relatives aux conditions indispensables pour maintenir un élevage de *L. sericata* en captivité, tant à l'état d'imago qu'à l'état de larve. Ces conditions ont été antérieurement données, dans une série de notes (G. COUSIN 1929).

I

Conditions d'élevage de l'adulte.

Parmi les Muscides calliphorées vivant de matières organiques en décomposition, les *Calliphora* (*Calliphora erythrocephala*) pénètrent dans les habitations, s'y alimentent et y déposent facilement leur ponte. L'élevage de telles Mouches est extrêmement facile, car l'adulte s'accommode aisément de conditions de vie diverses en captivité. Les *Lucilia*, au contraire, sont des animaux de plein air qui ne pénètrent pas dans les maisons, et dont les conditions de vie en captivité ont été longues à déterminer. Il était pourtant indispensable d'obtenir l'alimentation, l'accouplement et la ponte de l'adulte dans les meilleures conditions possibles, afin de pouvoir faire des expériences suivies sur des lignées de cet Insecte.

Les principaux points à déterminer pour établir cet élevage concernaient différents facteurs : espace, éclairement, température, aération, humidité et régime alimentaire.

I. — **Espace.** — Les *Lucilia* peuvent vivre captives dans de grandes cages en tulle tendu sur un léger bâti de bois. Si le

volume des cages a environ $1/3$ de mètre cube (celles utilisées pour les expériences de ce travail sont cylindriques, de 50 centimètres de diamètre et 1 mètre de hauteur) l'espace est suffisant pour permettre le vol et l'accouplement.

II. — **Aération.** — Pour favoriser le renouvellement de l'air ainsi que la pénétration de la lumière, la cage est faite de tulle très léger, à mailles aussi larges que possible.

III. — **Lumière.** — Un éclairage intense est indispensable. Il est assuré par une lampe de 100 bougies. Celle-ci, munie d'un réflecteur hémisphérique, est extérieure à la cage et orientée de telle sorte qu'elle en éclaire fortement une partie du plancher, alors que le reste de l'espace se trouve dans une lumière diffuse.

Ces conditions d'éclairement peuvent être maintenues d'une manière constante. Toutefois, en raison de la chaleur rayonnante occasionnée par la lampe et de l'activité presque continue des Insectes dans la lumière, il est sinon nécessaire, du moins préférable de faire alterner régulièrement l'obscurité et l'éclairement.

IV. — **Température.** — Sans source lumineuse, la température de la cage est celle du laboratoire. On ajoute, de toute évidence, une grande quantité de chaleur en allumant la lampe. Dans les conditions habituelles, celle-ci se trouve à 5 centimètres environ des parois de tulle. La température dans la zone la plus proche se trouve ainsi portée au voisinage de 38 à 40° C. Elle décroît graduellement quand on s'écarte de cette zone et, sur le plancher de la cage, au point où se trouve habituellement déposée la nourriture, la température n'est plus que de 25 à 30° C. Dans les parties obscures, comme il est dit plus haut, l'air est à la température extérieure, en moyenne 18 à 20° C.

V. — **Alimentation.** — **Humidité.** — L'alimentation est mixte, d'une part une pâtée de viande de cheval hachée à laquelle il est utile d'incorporer de l'eau, d'autre part de fruits sucrés, crus ou cuits, mais de pulpe suffisamment tendre, de manière

que la Mouche puisse en aspirer le suc avec sa trompe. De plus, il faut favoriser l'absorption d'eau en laissant dans la cage un récipient contenant du coton hydrophile imbibé d'eau en permanence. Mais ce moyen n'est pas suffisant. Il est indispensable de pulvériser de l'eau en fines gouttelettes sur la paroi éclairée, et cela plusieurs fois par jour. Les gouttelettes restent un certain temps suspendues aux mailles du tulle. Les Mouches éparses dans la cage se rassemblent rapidement, dans la zone éclairée, sur la surface mouillée où elles absorbent une quantité d'eau suffisante pour le maintien de leur métabolisme normal.

Ces conditions ont été obtenues après un grand nombre d'essais infructueux.

Au début, malgré une nourriture abondante et une température de 30 à 35° C., les Mouches mouraient après deux ou trois jours de captivité, sans s'être alimentées, ni avoir pondu. A une température moins élevée, la longévité était accrue, mais, les animaux n'en jeûnaient pas moins, et ne pondaient jamais. Après avoir observé que, dans la nature, les *Lucilia* s'alimentent généralement en plein soleil, j'ai provoqué l'alimentation des Insectes dans les cages en ajoutant une forte source de lumière artificielle et en augmentant localement la température. Malgré cette alimentation, les pontes, étaient rares ; non fécondées, elles ne se développaient jamais. Les Mouches vivaient de dix à quinze jours seulement. Les mâles, moins résistants, succombaient même avant ce délai (dès le huitième jour). Dans ces conditions, au cours de leur vie en captivité, les *Lucilia* présentaient une altération progressive des ailes. Tantôt les extrémités en étaient simplement déchiquetées entre les nervures, comme on l'observe d'ailleurs parfois sur des individus libres (L. PANDELLÉ 1896), tantôt, et c'était le cas le plus fréquent, les ailes se trouvaient réduites à un moignon très court (1 millimètre), ou étaient presque totalement détruites. L'étude attentive du comportement des Insectes en expérience a alors montré que cette mutilation rendait l'accouplement difficile, sans doute même impossible. De plus, cette altération des ailes ne pouvait être attribuée exclusivement aux heurts contre les parois de la cage, elle traduisait, de toute évidence

un fonctionnement physiologique défectueux, déterminé par des conditions de vie défavorables.

L'absorption d'eau était simplement insuffisante. En effet, dès que celle-ci a été favorisée par la pulvérisation fréquente d'eau sur les parois de la cage, les mutilations ont cessé, la vie imaginale a duré généralement de 30 à 40 jours, la fécondation a été obtenue et suivie de pontes d'un développement normal. Dans les élevages habituels cette ponte débute aux environs du 7^e jour et ne cesse que 5 à 6 jours avant la mort des dernières femelles.

II

Conditions d'élevage de la larve.

I. — **Alimentation.** — L'alimentation des larves de *L. sericata* peut être variée. Dans la nature, elles s'alimentent de cadavres en décomposition ou d'excréments d'animaux carnivores. Les essais d'élevage dans ces diverses conditions, au laboratoire, ont conduit à l'obtention de larves normales. Le choix du régime est facile. Les meilleurs résultats ont été obtenus avec de la viande de cheval dégraissée et hachée. Cela constitue une nourriture meuble et homogène, dans laquelle les larves peuvent se disperser dès leur éclosion. De cette manière elles ne se nuisent pas l'une l'autre par leurs produits de déchet et se trouvent à peu près toutes dans des conditions semblables.

En raison du brassage de la nourriture, causé par l'agitation continuelle des larves, et de la putréfaction rapide de la viande, le milieu nutritif devient bientôt semi-liquide. Les larves y abandonnent leurs mues et leurs excréments. Pour éviter une intoxication résultant de l'ingestion de produits d'excrétion, la nourriture doit être fréquemment renouvelée. Cette fréquence est naturellement conditionnée par la température de l'élevage.

II. — **Aération.** — Les élevages ne peuvent être faits dans des récipients clos, car l'atmosphère se charge très vite de gaz carbonique, résultant de la respiration des larves, et surtout des gaz toxiques provenant de la décomposition progressive du

milieu alimentaire. De mauvaises conditions respiratoires entraînent inévitablement des troubles dans la croissance larvaire.

Le meilleur dispositif pour assurer l'aération du milieu est réalisé avec un cylindre assez vaste (10 à 15 centimètres de haut, 12 centimètres de diamètre) en toile métallique fine. Chaque bout du cylindre est fermé par un couvercle de boîte de Pétri. On obtient ainsi une sorte de cage où peut être mis le cristallisoir contenant l'élevage. Ce dispositif, tout en assurant ce renouvellement de l'air, peut être ajusté d'une manière suffisante pour que l'évasion des larves en expérience soit impossible.

III. — **Humidité.** — Les larves ont besoin d'une grande quantité d'eau pour effectuer leur croissance normale. Cependant, avec l'aération, la nourriture ainsi que l'air à l'intérieur de la cage subissent une déshydratation d'autant plus intense et rapide que l'élevage est fait à une plus haute température. Il est donc indispensable d'entretenir une humidité constante dans le milieu. On remplit facilement cette condition en assurant un apport d'eau régulier qui compense l'évaporation progressive. Cette eau est fournie par de petits réservoirs placés entre le cristallisoir d'élevage et la paroi interne de la cage. Dans l'eau, plonge l'une des extrémités d'une mèche de coton dont l'autre extrémité, largement effilochée, s'étale sur la viande. Il suffit alors de renouveler la provision d'eau dans le récipient avec une fréquence qui dépend de la température de l'élevage, pour assurer au milieu les conditions d'hydratation nécessaires.

IV. — **Lumière.** — Les larves, de leur éclosion à la fin de leur croissance, ont un phototropisme négatif très prononcé. Quelques instants d'exposition à la lumière suffisent pour déterminer une active translation vers les régions les moins éclairées. Pendant ces déplacements, qui peuvent être importants si l'éclairage est constant, la larve ne s'alimente pas, elle consomme ses réserves sans en acquérir de nouvelles, ce qui apporte un trouble dans la rapidité de croissance. Pour cette raison, les élevages doivent être maintenus à l'obscurité.

CHAPITRE III

RECHERCHE DES CONDITIONS OPTIMA POUR LE DÉVELOPPEMENT ET LA VIE DE *LUCILIA SERICATA* AUX DIFFÉRENTES PHASES DE SON CYCLE

Il est évident que pour pouvoir comparer entre elles les réactions des générations successives, il est absolument indispensable d'étudier des animaux ayant vécu dans des conditions aussi semblables que possible. Je n'insisterais pas sur ce point, si les auteurs qui ont étudié la diapause n'avaient généralement établi leurs comparaisons et leurs interprétations sur des animaux recueillis dans le milieu extérieur, c'est-à-dire dans un milieu essentiellement fluctuant.

C'est seulement dans des conditions constantes, qu'il est possible d'éliminer l'action des facteurs externes dans l'explication de la diapause, si elle se présente comme un épisode rythmique dans la succession des générations.

De plus, il est nécessaire que ces conditions soient établies aussi rigoureusement que possible et dans un équilibre tel qu'elles représentent les conditions les plus favorables au développement de l'organisme. Il faut, en effet, avant de tenter une expérience susceptible d'amener un arrêt de développement et, surtout, avant d'interpréter ou de généraliser les résultats obtenus, avoir un terme fixe de comparaison ; c'est-à-dire des animaux témoins, vivant dans des conditions optima et servant de contrôle indispensable à l'expérimentation.

Le souci de rechercher cette association optimum des facteurs externes explique et justifie l'extension que prend, dans ce travail, réservé cependant à l'étude spéciale de la diapause, la détermination précise de la biologie de *L. sericata*, dans les meilleures conditions possibles de milieu et à toutes les phases de son cycle.

Je donnerai tout d'abord quelques indications sommaires sur les relations entre la température et le développement.

I

Relations entre la température et le développement.

On connaît, depuis longtemps, le rôle de la température dans la rapidité du développement des plantes et des animaux à sang froid. Dès 1735, RÉAUMUR a mis en évidence un point particulier de l'influence de la température, en montrant que la quantité de chaleur nécessaire pour obtenir une croissance déterminée était constante. Par la suite, un très grand nombre de travaux empiriques ou conduits avec une méthode expérimentale rigoureuse ont confirmé le fait dans ses grandes lignes, tout en apportant des précisions nouvelles. La première expression correcte des phénomènes est due à de CANDOLLE en 1865. Cet auteur exprime d'une manière précise le fait d'une accélération régulière du développement avec la température.

Un intérêt croissant a été apporté à l'étude de cette question à la suite de la loi de VAN'T HOFF, modifiée par ARRHÉNIUS et qui définit les relations précises entre la vitesse d'une réaction chimique et la température à laquelle elle s'effectue.

De nombreux biologistes ont cherché à adapter cette loi à la vitesse des réactions vitales et particulièrement à la vitesse du développement. Une bibliographie détaillée et une discussion des travaux qui traitent de cette question a été donnée par P. BACHMETJEV en 1907, par L. M. PEAIRS en 1927 et plus récemment par B. P. UVAROV en 1931.

Dans l'ensemble, les réactions vitales suivent cette loi, si on élimine les durées de développement aux températures proches des limites vitales inférieures et supérieures. Des formules ont été proposées pour prendre en considération les données fournies par les vitesses de développement aux températures extrêmes, aussi bien qu'aux températures moyennes, ainsi que pour

tenir compte du facteur temps dans la construction des courbes.

Si on se borne à l'étude des températures suffisamment éloignées des limites et si on ne cherche pas à interpréter les résultats expérimentaux fournis par les températures extrêmes, toutes ces courbes sont plus ou moins voisines, et peuvent être indifféremment utilisées comme l'a montré E. MARTINI en 1928. Quelle que soit la complication d'une formule elle ne peut donner qu'une idée approximative du développement, même pour les températures moyennes et dans des conditions de milieu constantes (où seul varie le facteur thermique). De toute évidence, les données fournies par les courbes ne peuvent traduire la réalité absolue des faits, elles n'expriment que des moyennes, et il est indispensable de signaler ici un fait qui a souvent été observé au cours de ce travail : les durées de développement, à une même température et dans de mêmes conditions de milieu, peuvent présenter de légères variations selon la génération envisagée, selon le sexe, ou l'état physiologique des individus. Ce fait est d'ailleurs bien connu et a été signalé en particulier par G. BOÏNIER en 1926 pour les *Drosophiles*.

Pour ce travail expérimental, la connaissance de la durée du développement aux températures moyennes présentait seule un intérêt pratique, je me suis donc bornée à utiliser la formule habituelle de la constante thermique.

I. — Mode d'expression des relations entre la température et le développement. — Comme il est dit plus haut, les faits montrent que la quantité d'énergie calorique nécessaire pour obtenir un même stade de développement est constante. Autrement dit, il y a une relation constante entre la température et le temps nécessaire pour obtenir un état de développement déterminé. Ce qui peut s'exprimer par la formule

$$yx = C^{10}$$

où y représente la température effective et x le temps que dure le développement.

Cette théorie de la constante thermique a été vérifiée et généralement confirmée par la plupart des auteurs qui ont étudié la question ; elle est également confirmée par mes expériences, dans la limite des températures moyennes (15—36° C).

L'équation $yx = C^{\text{te}}$ peut être représentée graphiquement ; elle correspond à celle d'une hyperbole équilatère rapportée à ses asymptotes.

Mais, on peut modifier cette formule en remplaçant x par $\frac{1}{x}$ et la transcrire de la manière suivante :

$$yx = \frac{y}{\frac{1}{x}} = C^{\text{te}}.$$

Au point de vue de la représentation graphique $\frac{y}{\frac{1}{x}} = C^{\text{te}}$ sera

l'équation d'une ligne droite, inverse de l'hyperbole. Dans ce cas y représente toujours la température et $\frac{1}{x}$ est la fraction du développement accomplie pendant une unité de temps à la température y ou la vitesse du développement correspondante. Cette méthode de transcription sous forme de droite offre de grands avantages pratiques. Elle a pour la première fois été utilisée par Von OETTINGEN en 1879 et plus récemment par de nombreux auteurs : O. PROCHNOW, 1907-08, E. D. SANDERSON 1910, F. S. BODENHEIMER 1926, L. M. PEAIRS 1927, V. E. SHELFORD 1929, etc.

1. — CONSTANCE THERMIQUE ET SEUIL DE DÉVELOPPEMENT. — Les premières expériences faites en vue du calcul de la constante thermique prenaient, comme valeur numérique de la température à laquelle s'effectuait le développement, le nombre de degrés au-dessus du zéro du thermomètre. Cette méthode était en particulier utilisée par RÉAUMUR qui considérait comme effectives toutes les températures au-dessus du zéro de son thermomètre. De CANDOLLE a justement fait remarquer que les températures qui ont un effet sur la croissance ne partent pas forcément de 0°, mais, presque généralement, d'un point au-dessus de zéro (quelquefois au-dessous, comme l'a montré J. REIBISCH en 1902 pour le développement des œufs de Poissons). Cette température limite est le seuil du développement. Considérer la température réelle comme température effective était de toute évidence introduire une erreur dans le calcul de la constante thermique. Cette constante est, comme

on l'a vu, le produit du temps que dure le développement par la température à laquelle il s'est effectué. On ne doit donc prendre comme valeur de cette température, que le nombre de degrés à partir du seuil de développement.

La représentation graphique de la relation entre la température et le développement sous la forme d'une hyperbole se montre, comme il a été dit plus haut, incommode dans la pratique, pour la détermination du seuil, aussi bien que pour la détermination théorique d'une vitesse de développement à une température donnée. L'inverse de l'hyperbole (*The reciprocal curve* des auteurs anglais, PEAIRS, SHELFORD, etc.) est beaucoup plus démonstrative. Il suffit en effet de connaître deux points, de les réunir par une droite, et celle-ci, prolongée de part et d'autre, représente le lieu de tous les points correspondant aux vitesses de développement aux différentes températures. Ceci, en supposant la théorie de la constante thermique comme susceptible d'exprimer exactement les réactions biologiques. Cette ligne est la ligne des vitesses. Comme premier avantage et indépendamment de son tracé facile, elle donne immédiatement la caractéristique du développement. De plus, si les deux points initiaux ont été soigneusement établis, elle sert de contrôle pour tous les points expérimentaux qui viendront se poser sur la ligne ou à côté d'elle, ce qui est un contrôle général pour les points initiaux, pour les données expérimentales, ainsi que pour la vérification de la théorie elle-même.

On n'arrivera probablement jamais à établir empiriquement une formule et une courbe générale précise correspondant à la marche du développement dans diverses conditions de milieu, quel que soit le mode de recherche et le mode d'expression utilisés. Les facteurs en jeu sont trop nombreux, en raison de l'extrême complexité des organismes vivants et de la variabilité des états physiologiques, pour qu'il soit possible, même au laboratoire, de reproduire deux expériences dans les mêmes conditions et d'obtenir deux résultats rigoureusement identiques.

Mais, la discussion, en ce qui concerne l'exactitude des différentes formules utilisées actuellement pour exprimer la rapidité des réactions vitales en fonction du milieu, dépasse les buts que je me suis proposés. Même, si on ne prend en considéra-

tion que la constante thermique, il semble superflu, pour ce travail, de discuter de son exactitude absolue et des limites thermiques possibles de son application. Pour mes élevages, qui ont été effectués à des températures moyennes, cette théorie approximative est suffisamment exacte. Je ne m'en suis en effet servi que comme moyen de contrôle dans l'expérimentation et comme moyen d'analyse des résultats obtenus.

2. — SEUIL THÉORIQUE ET SEUIL PRATIQUE DES PHÉNOMÈNES DE DÉVELOPPEMENT. — Dans la construction de la ligne des vitesses, comme les vitesses de développement sont portées en abscisses, et en ordonnées les températures partant du zéro centigrade et non de la température à laquelle débute le développement, cette ligne peut ne pas passer par l'origine des coordonnées, mais couper l'ordonnée en un point qui représente une température (généralement au-dessus du zéro centigrade) qui est celle du seuil de développement. Mais ce seuil théoriquement établi ne correspond généralement pas au seuil réel.

Il est difficile de déterminer empiriquement le seuil réel, car il est très délicat de déceler des traces infimes de croissance, pondérale ou linéaire ; surtout, il est pratiquement presque impossible de maintenir, pendant les mois que dure le développement, des conditions de milieu uniformes aux températures voisines du seuil. Les variations de facteurs, autres que le facteur thermique, apportent une accélération ou un retard du développement, souvent même la mort, car l'organisme est très fragile à certains stades et au voisinage de sa limite thermique inférieure de croissance.

Si on détermine, par exemple, le seuil réel de développement pour l'œuf de *L. sericata*, on remarque qu'il ne correspond pas au seuil théorique. On obtient, en effet, un développement au-dessous de ce seuil théorique : 10° au lieu de 11°,5. D'autre part, on relève une déviation en sens inverse à l'autre extrémité de la ligne. En effet, avant d'arriver à la température élevée à laquelle tout développement cesse, les chiffres expérimentaux montrent que le développement est plus lent que ne l'indique le calcul. Donc, la courbe basée sur des données empiriques s'incurve nettement par rapport à la ligne théorique des vitesses.

Il en est pour l'espèce étudiée ici, comme pour les autres espèces étudiées par un grand nombre d'auteurs : le graphique établi sur les données expérimentales a la forme d'un S. Ceci confirme, une fois de plus, que les lois de VAN'T HOFF et ARRHÉNIUS ne sont pratiquement valables que pour les températures prises à une certaine distance des points extrêmes (froid ou chaud) où le développement n'est plus possible. Comme on peut tracer la ligne des vitesses avec 2 points, il faut choisir ces 2 points assez éloignés des limites thermiques extrêmes, et réaliser les expériences de contrôle dans cette même échelle de température.

Si cette ligne est soigneusement établie, c'est-à-dire, si les points qui ont été utilisés pour son tracé correspondent à des développements effectués dans des conditions de milieu optima, toutes les autres données expérimentales, obtenues dans les mêmes conditions, doivent se placer sur cette ligne ou dans son voisinage. Par contre, lorsque le développement à une température précise sera effectué dans un milieu non optimum, le chiffre correspondant à la vitesse de développement s'éloignera de cette ligne. La valeur de l'écart est alors en relation avec l'intensité du ou des facteurs défavorables.

3. — DÉTERMINATION DE L'OPTIMUM THERMIQUE. — On serait tenté de considérer comme optimum thermique, la température à laquelle le développement s'effectue avec la plus grande rapidité. On aurait, s'il en était ainsi, non seulement une température favorable pour l'organisme en voie de croissance, mais également la possibilité de raccourcir le cycle et d'observer, de ce fait, un plus grand nombre de générations. Il est possible, en effet, qu'une haute température, celle qui détermine la plus grande vitesse de croissance, soit la plus favorable, malgré la proximité de la limite vitale. Mais, dans les élevages courants, surtout lorsqu'ils sont faits en série et avec de grands nombres d'individus, il est difficile de surveiller la température à un degré près et comme le moindre écart peut devenir nuisible, il est préférable de choisir une température plus basse. D'ailleurs, à cette haute température, il est pratiquement impossible d'équilibrer favorablement les autres facteurs du milieu. Même si ces derniers sont en harmonie parfaite avec la température,

ici encore, le moindre écart autour de cet optimum peut être nuisible à l'organisme.

Les élevages établis dans ces conditions ont un pourcentage très faible d'animaux arrivant à la fin de leur évolution.

Il est certain que la meilleure conception de l'optimum est celle de H. BLUNCK (1923) et de L. M. PEAIRS (1927).

« The temperature at which the greatest percentage of insects are able to complete normal development. This is not usually the temperature at which development takes place with the greatest velocity ». (PEAIRS, p. 7.)

Le plus logique, en effet, est de considérer, comme température optimum, celle où on obtient le plus grand pourcentage d'individus arrivant à accomplir leur évolution totale et non celle où on obtient la plus grande vitesse de développement, car la mortalité est généralement élevée dans les lots qui évoluent au voisinage des températures hautes et extrêmes.

Dans la partie qui suit, j'ai présenté les résultats de mes expériences sur le développement de *L. sericata* à différents stades et à différentes températures. Ces résultats sont rassemblés dans des tableaux et des diagrammes correspondant à chaque stade de l'évolution de l'Insecte.

Afin d'alléger ce chapitre j'ai omis tous les chiffres qui pouvaient faire double emploi en confirmant des résultats obtenus. Je n'ai donné que quelques-uns des chiffres correspondant au développement dans des conditions normales optima et, à titre comparatif, un ou deux chiffres correspondant à des développements dans des conditions de milieu défavorables.

Sur les diagrammes, j'ai tracé la ligne idéale des vitesses d'après deux points que j'ai essayé d'établir avec le plus de précision possible, comme il a été dit p. 21. Ces deux points correspondent donc à deux durées de développement, à deux températures constantes précises et dans des conditions de milieu établies empiriquement, mais telles que la durée du développement y soit la plus courte possible. Une fois ces conditions déterminées et maintenues, les expériences ont été répétées plusieurs fois, afin que le chiffre choisi représente un chiffre moyen.

Je ne saurais trop insister sur le fait que ces lignes de

vitesse sont plutôt un moyen de travail qu'une représentation rigoureuse du développement de cette espèce à tous ses stades. Comme toutes les constructions de même nature, ces lignes ne peuvent traduire rien d'absolu. Elles permettent seulement une analyse rapide des résultats expérimentaux et facilitent la comparaison de ces résultats entre eux. Je soulignerai encore leur grande utilité pour l'organisation matérielle des expériences, car elles laissent prévoir l'heure approximative des phénomènes à observer (éclosion de l'œuf, nymphose, etc...). De plus, elles permettent d'effectuer des mesures (métabolisme, pesées, etc.) à des stades déterminés du développement.

II

Développement de l'œuf.

Avant de chercher les conditions optima du développement de la larve, il est nécessaire d'obtenir de jeunes individus normaux dès l'éclosion, c'est-à-dire dont le développement embryonnaire se soit fait dans les conditions les plus favorables.

Les facteurs qui ont été envisagés pour leur influence sur les processus embryogéniques sont : la température, l'humidité, la lumière ; c'est-à-dire, les facteurs qui jouent, à ce stade, le plus grand rôle dans l'activité du développement.

I. — **Obtention de la ponte.** — Pour faire le calcul précis de la constante thermique, il faut connaître exactement l'heure de la ponte. Celle-ci est assez difficile à préciser dans les élevages où les femelles mûres sont en contact permanent avec leur nourriture carnée.

Un moyen, qui s'est montré fort pratique, consiste à alimenter d'une manière abondante les jeunes adultes dès leur éclosion et jusqu'au sixième jour. Cette date correspond au début de la phase de maturité sexuelle des femelles. A partir de ce moment, il faut supprimer toute alimentation carnée et ne

laisser dans la cage que des fruits et de l'eau ⁽¹⁾. Dans ces conditions, lorsqu'on introduit de la viande dans la cage d'élevage, les femelles peuvent commencer à pondre. La ponte habituelle d'une femelle dans ces conditions est de 160 à 200 œufs environ. Elle dure près d'un quart d'heure. Comme heure de départ de l'expérience on peut donc choisir entre trois chiffres : l'heure précise de la ponte du premier œuf, celle du dernier ou l'heure moyenne de la ponte. Pour évaluer les durées de développement il a été tenu compte du premier de ces chiffres. Une fois les œufs pondus, ils sont immédiatement sortis de la cage, prélevés avec une aiguille fine, transportés ensuite dans des cristallisoirs où l'atmosphère est maintenue humide par un papier filtre imbibé d'eau, puis transportés à une température constante, réglée à un demi degré près.

II. — **Influence de la température.** — Les deux premiers points servant à établir la ligne des vitesses sont déterminés en mesurant les temps de développement aux températures de 20°,5 et de 29°,5. En maintenant les œufs dans des conditions d'humidité en équilibre avec ces températures, on obtient les durées de développement minima suivantes : 20 h. 35 à 20°,5 et 10 heures à 29°,5. Comme ces températures sont comprises dans la partie de l'échelle thermique où, pour *L. sericata*, la loi de la constante thermique reste vraie, on peut facilement établir la valeur de cette constante, ainsi que le seuil théorique du développement, d'après les formules :

$$d(t - X) = D (T - X) = C.$$

d'où

$$X = \frac{dt - DT}{d - D}$$

d étant la durée du développement à la température *t* (la plus basse), *D* la durée du développement à la température *T* (la plus haute), *C* la constante thermique et *X* le seuil théorique du développement.

(1) Les *Lucilia* peuvent cependant déposer leurs œufs sur toute substance dont elles se nourrissent. Les pontes sont en majorité déposées sur la viande, mais parfois sur les fruits. Si des femelles sont prêtes à pondre au moment où on retire la viande, le maintien des fruits dans la cage leur permet d'éliminer leurs œufs, ce qui évite d'obtenir par la suite des pontes qui auraient subi une rétention prolongée dans le corps de la mère.

Pour le développement de l'œuf on obtient ainsi une valeur du seuil égale à 12° C. environ et une valeur de la constante thermique égale à 175 heures-degrés environ.

Le tableau I ainsi que la ligne des vitesses construite d'après ces données montrent que les chiffres expérimentaux obtenus pour d'autres températures, prises dans l'échelle des températures moyennes, se placent très près de cette ligne théorique. A l'exception toutefois des points 10, 16 et 17 (Graphique I).

Le point 10 correspond à un développement embryonnaire effectué à 27°, température favorable à l'incubation, mais en atmosphère sèche.

Quant aux points 16 et 17, ils représentent les temps de développement dans un milieu humide, mais à une température voisine de la limite thermique supérieure.

En résumé, pour l'œuf de *L. sericata*, on peut considérer que la rapidité du développement s'accroît avec la température d'une manière régulière entre 16° et 36° C. Au delà de ces deux limites, la courbe des vitesses s'infléchit en sens inverse à chaque extrémité.

Le seuil théorique du développement est 12° C. environ.

Le seuil réel observé se trouve entre 9 et 10°.

La constante thermique correspond en moyenne à 182 heures-degrés.

La plus grande vitesse de croissance en milieu humide est obtenue autour de 36° C.

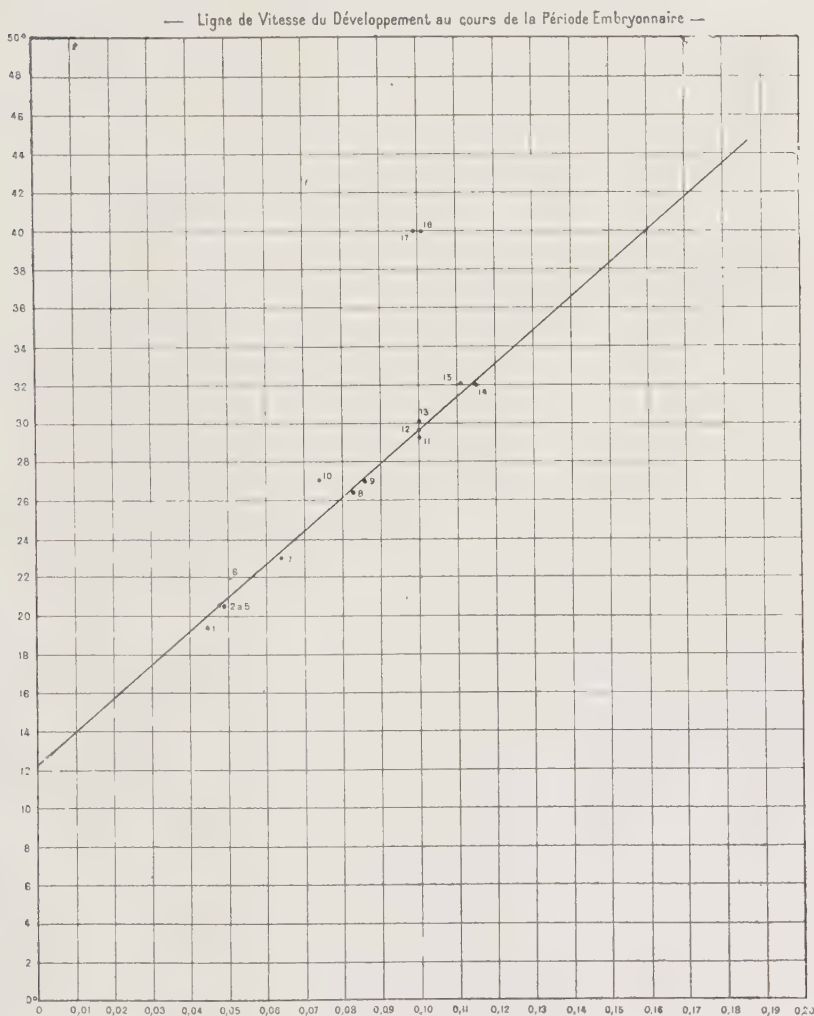
III. — Influence de l'humidité. — Toutes ces données sont exactes pour des œufs normaux qui se développent en atmosphère humide. Dans toutes les expériences le degré hygrométrique oscille autour de 70 0/0. La détermination exacte de la teneur de l'atmosphère en vapeur d'eau demanderait à être établie d'une manière très rigoureuse et particulière pour chaque température. Mais, une plus grande précision, nécessaire pour une étude spéciale des relations entre la chaleur et l'humidité sur le développement embryonnaire, dépassait le cadre de ce travail. Certaines expériences montrent, cependant, quelle importance il faut accorder à l'influence relative de l'association de ces deux facteurs. En particulier (Tabl. I, Exp. 10) à 27°, alors que le développement dure 12 heures environ, on peut

TABLEAU I. — *Développement embryonnaire.*

Expériences	Température	Heure de la ponte	Heure de l'éclosion	Durée du développement	Vitesse du développement	Température effective	Constante thermique	Observations
1	49°, 5	44 h. 45	42 h. 45	22 h. 45	0,0440	7°, 5	474	Milieu sec
2	20°, 5	45 h. 45	42 h. 45	20 h. 45	0,0482	8°, 5	476	
3	20°, 5	48 h. 30	44 h. 45	20 h. 45	0,0493	8°, 5	472	
4	20°, 5	45 h. 45	41 h. 45	20 h. 45	0,0482	8°, 5	476	
5	21°	44 h. 45	41 h. 25	20 h. 40	0,0482	9°	486	
6	22°	49 h. 30	45 h. 45	49 h. 45	0,0508	40°	497	
7	23°	20 h. 45	42 h. 30	15 h. 45	0,0644	44°, 5	473	
8	26°, 5	23 h. 50	41 h. 55	12 h. 5	0,0826	44°, 5	475	
9	27°	23 h. 55	41 h. 35	41 h. 40	0,0857	45°	475	
10	27°	21 h. 55	41 h. 30	43 h. 35	0,0740	45°	204	
11	29°, 5	42 h. 55	22 h. 55	40 h.	0,100	47°, 5	175	
12	29°, 5	40 h.	20 h. 45	40 h.	0,100	47°, 5	175	
13	30°	40 h. 45	20 h. 30	8 h. 45	0,115	21°	480	
14	33°	41 h. 45	19 h. 45	9 h.	0,111	21°	484	
15	33°	40 h. 45	41 h. 45	9 h.	0,111	21°	489	
16	40°	41 h. 30	20 h. 50	9 h. 20	0,107	28°	261	Insuffisance d'humidité températures trop hautes
17	40°	42 h. 30	22 h. 45	40 h. 45	0,098	28°	287	

noter un retard de 2 heures, c'est-à-dire de 17 0/0, lorsque l'atmosphère est sèche.

GRAPHIQUE I



Développement de l'œuf de *L. sericata*.

L'embryon se développe donc, mais avec quelque retard lorsque l'humidité de l'air se trouve assez loin de l'optimum. Indé-

pendamment de ce retard, on observe parfois de jeunes larves dont l'éclosion est difficile, ou impossible. Une larve ainsi développée, dans de mauvaises conditions, fait des mouvements d'avant en arrière dans ses enveloppes ovulaires. Elle n'arrive généralement pas à percer avec ses crochets une ouverture qui la libère. Elle n'a donc pas la force suffisante pour éclore aussitôt son développement terminé. Dans ces conditions, elle peut vivre plusieurs heures, finit quelquefois par sortir, souvent meurt sans avoir pu se dégager. Toutefois, en humectant la ponte avec un peu d'eau tiède, on assouplit la coque de l'œuf et on détermine une éclosion générale des larves captives. On observe le même phénomène en déchirant artificiellement le pôle antérieur de l'œuf. Cette aide mécanique suffit à libérer une jeune larve parfaitement viable.

L'action de l'humidité est donc double : 1° elle provoque un retard dans les processus embryogéniques ; 2° à ce premier retard s'ajoute ou non, un nouveau retard, causé par les difficultés d'éclosion de la larve.

IV. — **Influence de la lumière.** — L'influence de la lumière sur la rapidité du développement ne semble pas appréciable. A une même température, la durée du développement est comparable, lorsqu'il s'effectue à la lumière diffuse ou à l'obscurité.

Toutes les expériences ont été répétées plusieurs fois et sur un très grand nombre d'œufs. La presque totalité des pontes éclosent, entre 20 et 35° C. (températures habituellement utilisées), dans des temps qui s'approchent, à quelques minutes près, des temps théoriques. Toutefois, à ces températures moyennes et dans une humidité favorable, certains œufs d'une ponte, parfois la ponte tout entière, éclosent soit avant, soit après les temps prévus par le calcul.

Dans le premier cas, lorsque l'éclosion précède le temps théorique, il est possible que l'avance soit due au mode d'obtention des œufs. En effet, certaines femelles gardent leurs œufs en l'absence de leur substratum habituel de ponte. Ces œufs pondus ensuite, après un séjour d'une durée anormale dans les voies génitales, ne sont sans doute physiologiquement pas identiques à ceux qui sont évacués dès leur maturité. Ils subis-

sent probablement un début de développement dans l'utérus maternel. Ceci expliquerait une incubation plus rapide se traduisant par une éclosion qui précède les temps normaux.

Le second cas (retard de l'éclosion) s'observe parfois pour quelques individus d'une ponte normale. Certains œufs donnent des larves qui éclosent à l'heure prévue. Comme la ponte dure 15 minutes environ, tous les autres œufs devraient éclore dans le quart d'heure qui suit. Il n'en est pas toujours ainsi, et certaines éclosions s'observent encore une heure après la sortie de la première larve.

Donc, dans certains cas, tous les œufs d'une même ponte ne sont pas rigoureusement identiques. Les uns donnent des embryons, puis des larves parfaitement robustes qui éclosent normalement. Les autres donnent des individus plus chétifs qui ont de la difficulté à percer leurs enveloppes. Ces réactions, légèrement différentes d'un œuf à un autre, sont sans doute liées à l'état physiologique de la mère, en particulier, à sa nutrition régulière ou irrégulière qui peut avoir une répercussion sur la maturation des œufs et la constitution de leurs réserves.

Comme cause du retard on peut invoquer également des influences extérieures confirmées d'ailleurs par les observations. En effet, dans la ponte des *Lucilia*, les œufs sont alignés les uns à côté des autres et forment parfois une masse épaisse d'œufs superposés. Les conditions de milieu ne sont pas les mêmes pour tous les individus de la masse. Les embryons qui se trouvent à la surface de la ponte ont des échanges gazeux faciles avec l'extérieur, ceux qui sont au centre de la ponte, au contraire, doivent avoir des échanges plus difficiles. Ils se développent en milieu confiné. Il s'accumule vraisemblablement, entre les œufs, tous les gaz de déchet éliminés au cours des oxydations que nécessite l'organogénèse. Comme, d'autre part, le développement s'effectue en vase clos, les brassements d'air autour de la ponte sont insignifiants, et cette atmosphère à l'intérieur de la masse des œufs doit devenir de plus en plus asphyxique. Là est certainement une des causes des écarts minimes autour des chiffres prévus.

De toute évidence, ces variations, quoique rares et légères, ont un intérêt biologique. Des larves dont l'éclosion se montrait ainsi retardée ou difficile ont souvent été suivies, afin de

comparer leur cycle à celui des larves rigoureusement normales (comme il sera dit plus loin).

En ce qui concerne l'étude des temps de développement aux différentes températures, et pour avoir des points de comparaison possibles entre les différentes durées observées, il a toujours été tenu compte des premières éclosions.

III

Développement au cours de la période larvaire.

La croissance larvaire, de même que le développement de l'œuf, subit dans l'échelle thermique étudiée (de 19 à 36°) une accélération de vitesse constante avec la température.

I. — **Vitesse du développement en milieu optimum.** — Le seuil de développement, la constante thermique, ainsi que la ligne des vitesses ont été établies de la manière habituelle.

La croissance peut avoir une durée variable à une même température. La durée la plus courte est de toute évidence celle qui correspond au meilleur équilibre des facteurs du milieu.

Pour le calcul, j'ai donc préalablement cherché les conditions de milieu qui favorisent une croissance larvaire complète dans les temps minima pour deux températures : 25°,5 et 33° C.

Une fois ces conditions empiriquement établies, les expériences relatives aux durées de croissance ont été répétées plusieurs fois et ont donné des chiffres très voisins, ce qui permet d'évaluer à 55 heures le temps de croissance à 25°,5 et à 38 h. 45 le temps de croissance à 33°.

D'après ces données il résulte que :

Le seuil théorique du développement à ce stade est de 7°6.

La constante thermique est de 984 heures-degrés environ.

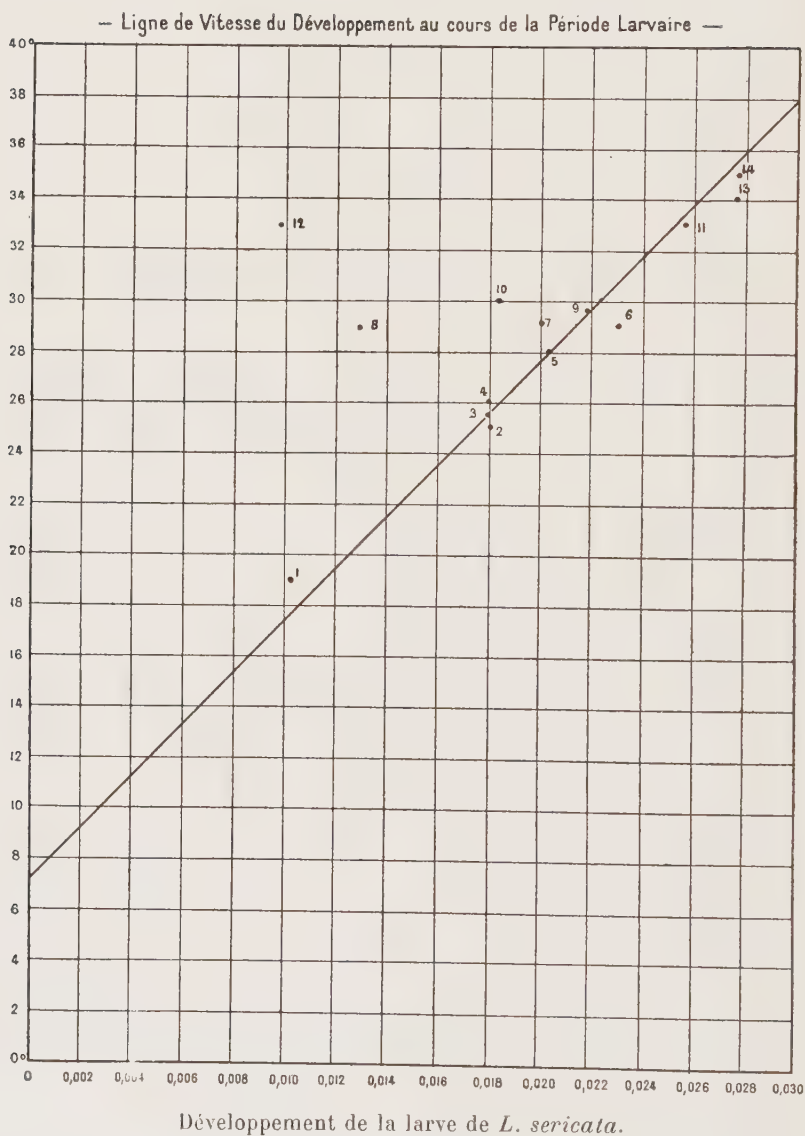
II. — **Variations dans les vitesses de développement.** — Comme le montrent le tableau II et le graphique II, certaines données expérimentales, à diverses températures se rapprochent beaucoup de la ligne des vitesses. D'autres, au contraire,

TABLEAU II. — *Développement larvaire.*

Expériences	Température	Durée du développement	Vitesse du développement	Température effective	Constante thermique	Observations
1	49°	98 h.	0,0102	41°, 4	1117	Aliments insuffisamment décomposés. Viande trop fréquemment renouvelée.
2	25°	55 h.	0,0181	47°, 4	987	
3	25°, 5	55 h.	0,0180	47°, 9	984	
4	26°	56 h.	0,0180	48°, 4	1030	Légère insuffisance d'humidité.
5	28°	49 h.	0,0204	20°, 4	999	
6	29°	43 h.	0,0233	21°, 4	920	
7	29°	50 h.	0,0200	21°, 4	1070	Légère insuffisance d'humidité. Humidité insuffisante.
8	29°	78 h.	0,0128	21°, 4	1669	
9	29°, 5	46 h.	0,0217	21°, 9	1007	
10	30°	54 h.	0,0185	22°, 4	1209	Aliments trop décomposés : milieu toxique.
11	33°	38 h. 45	0,0258	25°, 4	984	
12	33°	402 h.	0,0098	25°, 4	2590	
13	34°	36 h. 30	0,0274	26°, 4	963	Humidité très insuffisante.
14	35°	36 h. 15	0,0276	27°, 4	993	

Cousin.

GRAPHIQUE II



s'en éloignent sensiblement. Ce sont les points 1, 4, 7, 8, 10, 12. Leur écart correspond justement à des conditions de milieu

défavorables, ainsi que l'indiquent les remarques du tableau. Par exemple, à une même température de 33° C. (Exp. 11 et 12) on peut obtenir comme durée de croissance des temps très différents. Ceux-ci peuvent varier de 1 à 2,5 (de 39 heures à 102 heures et au delà), selon les fluctuations du milieu.

Donc, si la ligne des vitesses est correctement établie, elle mettra en relief les variations de milieu défavorables pour tout point expérimental qui s'écartera d'elle. C'est, de toute évidence, un moyen précis et commode pour l'analyse et le contrôle des conditions de milieu et la recherche de l'optimum aux différentes températures. Mais ceci n'est vraiment exact, comme d'ailleurs la loi de VAN'T HOFF, que dans certaines limites thermiques, et, pour des chiffres moyens provenant de lots composés d'un grand nombre d'individus, afin d'exclure les variations individuelles possibles.

Les plus grandes vitesses de développement ont été obtenues entre 36 et parfois 38° C. Au delà de cette température, les temps obtenus par l'expérimentation sont plus grands que les temps calculés. Vers 42° C., la croissance est extrêmement difficile. A 45° C. elle est nulle. Il faut maintenir les aliments dans un état d'hydratation permanent. Il faut déterminer une circulation d'air presque constante pour éliminer, non seulement le gaz carbonique provenant du métabolisme des larves, mais pour chasser les gaz toxiques provenant de la décomposition active de la nourriture. Il faut, de plus, limiter l'espace réservé aux larves de manière à favoriser leur séjour sur leur nourriture, car à ces hautes températures, elles s'alimentent peu et se déplacent en tous sens.

Seuil réel. — On peut observer une légère croissance linéaire chez de jeunes larves au voisinage de 7° C., c'est-à-dire 0°,6 au-dessous du seuil théorique. Ce fait devrait avoir une répercussion sur la rapidité de la croissance aux températures proches du seuil, pour lesquelles les données expérimentales devraient fournir une croissance réelle plus rapide que ne l'indiquent les chiffres théoriques. Il n'en a pas été ainsi pour les élevages que j'ai effectués aux températures de 10 et 12° C. L'erreur est liée sans doute aux mauvaises conditions alimentaires. Ces larves se nourrissent de substances albuminoïdes putréfiées, c'est-à-dire d'aliments liquéfiés par l'action d'espèces microbiennes diverses

E. GUYÉNOT (1907). Aux basses températures, il est fort possible que la viande soit insuffisamment décomposée par l'action microbienne, et que les larves absorbent des aliments insuffisamment désintégrés et d'une digestion difficile ou impossible. Si on tente de faire l'élevage sur de la viande préalablement décomposée, le milieu devient assez rapidement toxique, car les larves meurent ou présentent un retard de croissance encore plus considérable. Il est, sans aucun doute, possible d'établir des conditions de milieu favorables à la croissance à ces basses températures. Cette étude minutieuse de la croissance de *L. sericata* au voisinage du seuil de développement n'a pas été faite. Elle présente un intérêt théorique, mais n'est pas indispensable pour l'étude spéciale de la diapause de cette espèce.

III. — **Limites de la période de croissance.** — Un point très important à préciser est relatif aux limites exactes de la période de croissance larvaire. La limite inférieure correspond à l'heure de l'éclosion de l'œuf. La limite supérieure est plus difficile à préciser. On pourrait, ainsi que le font nombre de naturalistes, se baser sur les variations de comportement de la larve. Celle-ci fuit en effet sa nourriture dès la fin de sa croissance. Ce mode d'appréciation est totalement insuffisant. Comme il sera dit plus loin, dans certaines conditions, les larves qui ont effectué leur dernière mue peuvent fuir leur nourriture, bien avant que la croissance maximum soit atteinte et entrer dans la période prénymphale, si le milieu alimentaire est trop humide, trop sec, toxique, ou pour toute autre raison.

La seule donnée fixe avec laquelle on puisse compter ne peut être basée que sur des poids précis.

Mais, il est possible que ces poids, en fin de croissance, soient d'un lot à l'autre légèrement différents selon la température de l'élevage. Il est en effet d'observation fréquente qu'aux hautes températures on obtient des individus de taille plus réduite qu'aux températures modérées (F. PICARD, 1913).

Pour éviter les erreurs provenant de ce fait, j'ai pris des lots de 1.000 larves élevées à différentes températures et établi un poids moyen pour un nombre de 100 individus. Ce chiffre théorique, un peu au-dessous de celui qui correspond à la croissance maximum n'introduit pas d'erreurs dans les observations

comparatives. Car, vers la fin de leur période d'alimentation, les larves entrent dans la période prénymphale sans montrer la moindre perturbation dans leur évolution ultérieure. Pour établir les vitesses de développement aux différentes températures, la croissance a donc été considérée comme terminée, chaque fois que, dans un élevage, 100 larves prélevées au hasard avaient un poids aussi voisin que possible de ce poids théorique.

En opérant par pesées successives, on arrive ainsi à déterminer l'heure exacte où on obtient un poids comparable dans diverses conditions expérimentales. Comme les traumatismes subis par les larves lors de la pesée peuvent déterminer un retard possible dans la croissance, les individus manipulés ne peuvent plus être comparés aux autres et doivent être éliminés de l'élevage. Les vitesses du développement obtenues à une même température, devant servir à l'évaluation du bon équilibre du milieu, toutes ces précautions pour obtenir la détermination précise des limites d'un stade deviennent indispensables. D'ailleurs, en ce qui concerne la période de croissance, une erreur dans ces mesures serait d'autant plus importante que ce stade s'effectue dans un temps très court.

IV

Développement au cours de la période prénymphale.

I. — Vitesse du développement en milieu optimum. — Le seuil du développement à cette période de la vie de l'Insecte, la constante thermique et la ligne des vitesses ont été établis d'après les durées de cette période à 20 et 32° C.

A 20° on peut obtenir la transformation en pupa d'une larve prise en fin de croissance, en 98 heures. Il faut seulement 46 heures à 32°.

D'où il résulte que le seuil théorique se place vers 9°,4 C. et que la constante thermique a une valeur voisine de 1.040 heures-degrés.

D'après le tableau III, et le graphique III, on voit que, dans des conditions favorables, les points expérimentaux correspondant à d'autres températures sont situés sur la ligne des vitesses ou très près d'elle.

Donc, à ce stade encore et dans l'échelle thermique étudiée (19-32° C.), l'accélération du développement est constante.

II. — **Variations dans les vitesses de développement.** — Les points fournis par les lots 9 et 16 (Tableau III graphique III) indiquent des durées de vie prénymphale qui sont beaucoup plus élevées que les durées correspondantes établies par la ligne des vitesses et vérifiées par un grand nombre d'expériences. Ces points correspondent précisément à des conditions de milieu défavorables subies par les larves.

D'une part, le lot 9 qui présente un retard de 168 0/0 sur la durée théorique a effectué son développement dans un milieu très humide.

D'autre part, le lot 16 dont le retard est de 130 0/0 a évolué dans un milieu trop sec.

A partir de 36-37° C. la période prénymphale s'allonge. De 38° à 40° C., l'obtention des pupes est très difficile. A une température encore plus élevée, 42°, on peut considérer la nymphose comme pratiquement irréalisable.

Les quelques exemplaires qui achèvent leur évolution sont tératologiques.

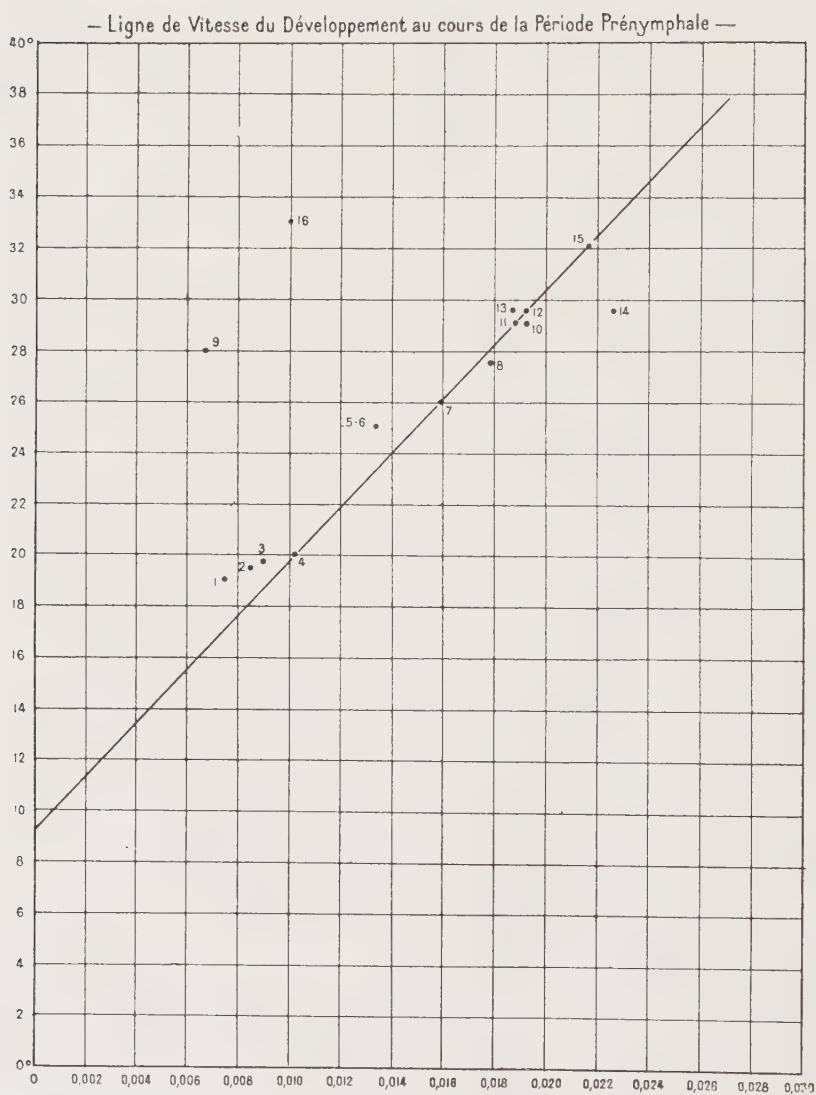
Mais, l'exception faite des températures extrêmes, voisines de 10° ou de 40° C., pour ce stade, comme pour les précédents, la ligne des vitesses est un moyen de contrôle des conditions de milieu subies par les larves. De plus, elle est extrêmement utile pour cette période, qui est celle où se situe habituellement la diapause de *L. sericata* et où les moindres fluctuations du milieu peuvent avoir une répercussion sur l'évolution de l'Insecte.

III. — **Limites de la période prénymphale.** — Les limites du stade sont assez difficiles à préciser. Il commence dès que la larve achève sa période d'alimentation. Mais; si les larves quittent parfois leur nourriture et s'enterrent avant la fin de leur croissance, ainsi qu'il a été dit plus haut, elles peuvent également cesser de s'alimenter, tout en ne quittant pas immédiate-

TABLEAU III. — *Période prénymphale.*

Expériences	Température	Durée du développement	Vitesse du développement	Température effective	Constante thermique	Observations
1	19°	434 h.	0,0075	9° 6	4286	
2	19°, 5	418 h.	0,0084	10°, 1	4191	
3	19°, 7	411 h.	0,0090	10°, 3	4143	
4	20°	98 h.	0,0102	10°, 6	4038	
5	25°	73 h.	0,0437	15°, 6	4138	
6	25°	71 h.	0,0441	15°, 6	4107	
7	26°	59 h.	0,0769	16°, 6	979	
8	27°, 5	56 h.	0,0478	18°, 1	4013	
9	28°	450 h.	0,0066	18°, 6	2790	Milieu très humide.
10	29°	52 h.	0,0192	19°, 6	4019	
11	29°	53 h.	0,0188	19°, 6	4038	
12	29°, 5	52 h.	0,0192	20°, 1	4045	
13	29°, 5	54 h.	0,0485	20°, 1	4085	
14	29°, 5	44 h.	0,0227	20°, 1	884	Très aéré, chiffre correspondant aux 20 premières pupes sur 100.
15	32°	46 h.	0,0217	22°, 6	4039	Milieu sec.
16	33°	100 h.	0,0100	23°, 6	2360	

GRAPHIQUE III



Développement de *L. sericata* au cours de la période prénymphale.

ment le milieu nutritif. Elles y sont alors retenues par diverses conditions extérieures, particulièrement par l'obscurité et l'humidité.

Done, ici encore, on ne peut se baser que sur des données fournies par des poids précis.

La caractéristique essentielle de cette période est une perte de poids graduelle qui commence dès le début du stade.

Comme on le verra plus loin, l'expérimentation a montré que la durée de la période prénymphale reste la même si les larves sont privées de nourriture, avant d'avoir atteint leur croissance maximum. Dans ce cas, comme à la fin de la croissance maximum, dès que l'alimentation cesse, la période prénymphale commence. On a ainsi la certitude de ne pas établir la durée du stade sur des animaux qui ont déjà commencé à perdre du poids, tout en demeurant dans leur milieu nutritif.

Toutefois, il est essentiel que le poids choisi comme début de ce stade soit très voisin du poids maximum car, bien avant de l'avoir atteint, les larves peuvent se nymphoser et, dans ce cas, la durée de la période prénymphale ne peut être prise comme terme de comparaison. Elle est anormale et présente des valeurs extrêmement différentes pour les individus d'un même lot.

De plus, on ne peut pas prendre le poids maximum comme limite du stade, pour les raisons qui ont été données précédemment, puisqu'on peut objecter que ce poids peut varier selon les conditions thermiques de l'élevage, ce qui demanderait d'ailleurs à être confirmé d'une manière précise. Le stade prénymphal se termine au moment où la larve cesse d'avoir des réactions apparentes aux excitations, où elle devient d'un blanc cireux, symptôme du décollement du tégument nymphal de la peau larvaire. Elle prend alors rapidement l'aspect d'une pupa, mais n'est pas pigmentée.

Par ailleurs, il faut noter que la durée normale du stade est difficile à préciser en raison des possibilités de diapause. Les chiffres donnés dans le tableau ont été établis à la suite d'élevages dans des conditions diverses de milieu. Seules, les durées les plus courtes ont été retenues. De plus, et également pour éliminer les causes d'erreur liées aux arrêts de développement possibles, j'ai expérimenté sur des lots composés de nombreux individus (500 larves) et pris, comme heure marquant la fin de la période, celle qui correspondait à l'apparition des premières pupes dans les lots. D'ailleurs, si ces lots sont composés de lar-

ves qui ont effectué une période de croissance normale et si les conditions de milieu pendant la période prénymphale ont été semblables pour toutes, elles se nymphosent en totalité dans un temps relativement court (3 à 4 heures d'intervalle entre la formation de la première et de la dernière pupe du lot, à une température de 25° C.). Ce qui revient à dire que la dernière pupe formée ne présente qu'un retard de 5 0/0 sur la durée attribuée au stade.

Pour faire ces mesures, les larves ont été mises pendant toute la durée du stade, soit sur du sable sec (mais non desséché), soit sur du coton hydrophile. Dans la nature, cette période de la vie de l'Insecte s'effectue dans la terre. Les conditions naturelles sont difficiles à réaliser en captivité. D'ailleurs, elles ne représentent pas un milieu extrêmement favorable à une marche rapide de l'évolution. L'aération y est généralement insuffisante. Le sable, en raison des vides qui persistent entre ses grains est préférable. Cependant, les animaux s'y rassemblent souvent en masses compactes, ce qui apporte généralement des troubles dans les échanges respiratoires. Le meilleur substratum est, de toute évidence, le coton. Les larves s'y enfouissent et circulent en tous sens. La masse totale du coton prend rapidement l'apparence d'une substance légère et spongieuse, d'un très grand volume, où les larves se trouvent toutes sans contact réciproque. De plus, ces substrats, par leur perméabilité, permettent d'humidifier le milieu d'une manière homogène lorsque cela est nécessaire. Cela est en particulier le cas pour les expériences effectuées aux hautes températures. Pour les températures moyennes, ces substances sont suffisamment hygroscopiques pour assurer une humidité favorable, si l'atmosphère contient, suivant la température de 33 à 40 0/0 de vapeur d'eau.

Comme les larves sont très lucifuges pendant cette période, il est indispensable de maintenir les animaux à l'obscurité, de manière à éviter les déplacements indéfinis causés par la lumière. Une agitation continue peut être une cause d'erreur importante dans la détermination de la durée de ce stade.

V

Développement au cours de la période nymphale.

I. — Vitesses du développement en milieu optimum. — La plus grande partie des expériences a été effectuée entre 15 et 35° C. (Tableau IV).

Les durées de développement aux températures de 19°,5 et 29°,5 C. ont été utilisées pour déterminer le seuil théorique (qui est de 9°8) et la constante thermique (qui est de 2.760 heures-degrés environ) (Graphique IV).

Le seuil réel n'a pu être déterminé d'une manière précise, mais j'ai obtenu des éclosions vers 9°. A cette température la métamorphose s'effectue en plusieurs mois. L'équilibre entre l'humidité et la température est dans ce cas très difficile à réaliser et la mortalité a été considérable (95 à 97 0/0) dans les lots qui ont évolué à cette limite thermique inférieure.

La plus grande rapidité de développement a été obtenue vers 35°-36°C.

Une température de 38° commence à être nuisible au développement, on observe non seulement un retard dans la métamorphose, mais la production fréquente d'individus tératologiques.

A 40° la métamorphose s'effectue encore, mais on n'observe aucune éclosion. L'adulte se constitue entièrement, mais il meurt dans le puparium sans arriver à éclore. Puisqu'on obtient encore la formation des imagos, on peut considérer les processus métamorphiques comme possibles à cette température élevée, qui doit être considérée comme limite thermique de la métamorphose de cette espèce.

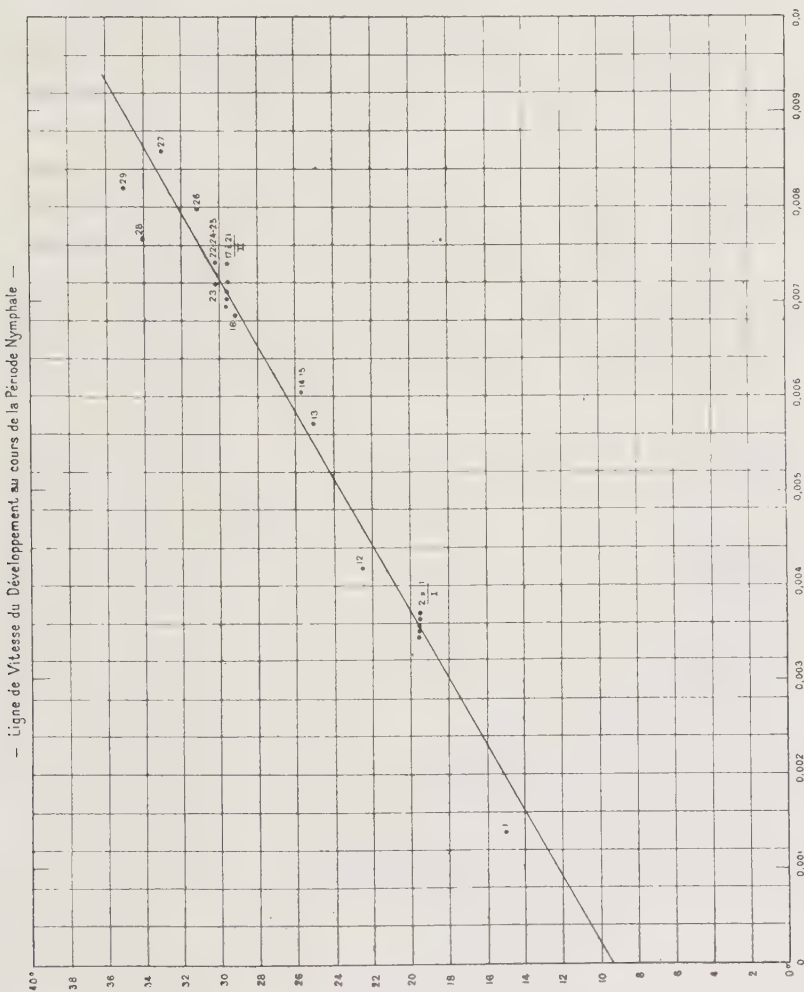
II. — Limites de la période nymphale. — Les limites de ce stade de la vie de l'Insecte sont faciles à préciser. Les lots ont été constitués de pupes d'une taille aussi semblable que possible et entièrement blanches; c'est-à-dire prélevées et

TABLEAU IV. — *Période nymphale.*

Expériences	Température	Durée du développement	Vitesse du développement	Température effective	Constante thermique	Observations
1	45°	714 h.	0,00140	55,2	3742	Trop humide.
2	49°, 5	276 h.	0,00360	9°, 7	2677	
3	49°, 5	286 h.	0,00349	9°, 7	2774	
4	49°, 5	270 h.	0,00370	9°, 7	2619	
5	49°, 5	274 h.	0,00364	9°, 7	2657	
6	49°, 5	279 h.	0,00358	9°, 7	2706	
7	49°, 5	276 h.	0,00362	9°, 7	2677	
8	49°, 5	285 h.	0,00351	9°, 7	2764	
9	49°, 5	285 h.	0,00351	9°, 7	2764	
10	49°, 5	274 h.	0,00354	9°, 7	2628	
11	49°, 5	273 h.	0,00366	9°, 7	2648	
12	22°, 5	236 h.	0,00420	42°, 7	2997	
13	25°, 5	474 h.	0,00574	45°, 7	2731	
14	25°, 5	465 h.	0,00610	45°, 7	2590	
15	25°, 5	466 h.	0,00602	45°, 7	2606	
16	29°, 5	445 h.	0,00689	49°, 2	2784	
17	29°, 5	434 h.	0,00746	49°, 7	2639	
18	29°, 5	444 h.	0,00690	49°, 7	2836	
19	29°, 5	449 h.	0,00704	49°, 7	2935	
20	29°, 5	441 h.	0,00710	49°, 7	2777	
21	29°, 5	438 h.	0,00725	49°, 7	2748	
22	30°, 5	434 h.	0,00746	20°, 2	2706	
23	30°	439 h.	0,00720	20°, 2	2807	
24	30°	434 h.	0,00746	20°, 2	2706	
25	30°	434 h.	0,00746	20°, 2	2706	
26	31°	428 h.	0,00780	21°, 2	2713	
27	33°	416 h.	0,00862	23°, 2	2691	
28	34°	430 h.	0,00769	24°, 2	3146	
29	35°	420 h.	0,00833	25°	3024	
						{ Trop humide.

transportées dans des bocaux vastes, mais clos, au moment même où les larves se transforment en pupes.

GRAPHIQUE IV



Développement de *L. sericata* au cours de la période nymphale.

Ces lots sont constitués de pupes d'âge rigoureusement identique ; les différents individus qui les composent n'effectuent pas leur métamorphose dans des temps égaux et cela, malgré

des conditions de milieu semblables pour chaque individu. Par exemple, à une température de 30° C., alors que la durée du développement à ce stade est de 135 heures environ, on peut observer dans des lots de 100 pupes, 10 à 12 heures d'écart entre la première et la dernière éclosion. Comme durée du stade, j'ai toujours choisi, comme limite initiale, l'heure de formation des pupes et, comme limite terminale, l'heure des premières éclosions. Une durée minimum de la métamorphose, à une même température, m'a semblé devoir caractériser l'évolution des individus les plus robustes.

La perte de poids qui débute avec la période prénymphale se poursuit, comme on le sait, au cours de la métamorphose. Elle est due, non seulement aux combustions organiques, mais à une perte d'eau surtout importante au début du stade. Celui-ci doit donc s'effectuer dans un milieu relativement sec. Aux températures moyennes, il suffit de laisser les pupes dans des bocalx découverts, c'est-à-dire à l'air généralement sec de l'étuve.

Aux basses températures, il est indispensable de dessécher l'atmosphère où vivent les pupes, pendant les premiers jours de l'expérience. Cette condition est facile à remplir. Il suffit d'introduire pendant quelques heures par jour un godet contenant de l'acide sulfurique dans les bocalx d'élevage.

Aux hautes températures, au contraire, l'air ne doit pas être sec, mais contenir de 30 à 40 0/0 de vapeur d'eau afin de ne pas provoquer une déshydratation trop intense, qui entraînerait rapidement la mort de la pupe.

Pour obtenir un développement normal, à ce stade, comme aux stades précédents, on doit donc régler la quantité d'eau selon la température, afin d'établir un optimum qui représente, autant que possible, pour chaque point de l'échelle thermique, l'équilibre nécessaire entre ces deux facteurs.

De plus, l'air doit être fréquemment renouvelé. Les pupes doivent être dispersées dans le récipient qui les enferme. Si elles sont entassées, elles meurent malgré un très grand espace libre autour d'elles. Seules, celles qui se trouvent en surface se développent normalement.

Si la température est élevée, ce sont les gaz provenant du

métabolisme qui s'accumulent entre elles et rendent rapidement l'atmosphère asphyxique. Si la température est basse, la vapeur d'eau éliminée par les pupes, et qui se condense à la surface du puparium, ne peut s'évaporer facilement et l'asphyxie de la nymphe est encore plus rapide.

Les pupes se métamorphosent dans des temps très voisins à la lumière diffuse ou à l'obscurité. Cependant, toutes les mesures de durée de métamorphose ont été faites en maintenant les lots à l'obscurité.



Cette étude particulière de chaque stade du développement de *L. sericata*, de l'œuf à l'éclosion de l'adulte, montre que :

1° Les seuils de développement théorique, ainsi que les seuils déterminés expérimentalement, diffèrent légèrement avec chaque stade envisagé.

2° La limite thermique supérieure est également légèrement différente selon le stade envisagé.

3° Au même stade et pour des températures moyennes, les vitesses de développement suivent approximativement les lois de VAN'T HOFF et ARRHÉNIUS, pourvu que tous les facteurs du milieu associés réalisent les conditions optima.

4° Si la réunion optimum des conditions externes n'est pas réalisée pour chaque température, la vitesse de développement se trouve, de ce fait, considérablement retardée par rapport à la vitesse normale. Inversement, on peut estimer que, pour des animaux sains, toute vitesse, présentant un retard sur la vitesse normale à une température donnée, correspond à un développement effectué dans des conditions défavorables.

5° Dans des conditions optima, tout retard dans le développement mettra en évidence un état anormal des animaux observés.

6° L'équilibre des facteurs est variable d'une température à une autre, mais pour une même température, il est variable selon le stade de l'Insecte.

Afin d'avoir des animaux normaux, qui puissent servir de base à l'expérimentation de la diapause et à l'étude comparative des générations successives, les élevages ont été faits aux

températures moyennes élevées, entre 27 et 34° C. et dans les conditions d'humidité et d'aération correspondant à ces températures et correspondant également au stade envisagé.

Comme la rapidité du développement augmente avec la température, plus celle-ci est élevée, plus elle permet d'observer un grand nombre de générations dans un temps limité.

Pour observer un grand nombre de générations, il y aurait eu ainsi intérêt à faire les élevages à la température de 36° C., qui correspond approximativement à celle de la plus grande vitesse de développement à tous les stades. Mais, à ce degré thermique, les conditions optima sont, soit difficiles à réaliser, soit difficiles à maintenir d'une manière constante.

De plus, cette température est trop voisine des températures défavorables au développement, pour pouvoir être utilisée dans la pratique des élevages courants, car le moindre écart thermique peut devenir nuisible.

Au contraire, entre 27 et 34° l'équilibre favorable des conditions de milieu est relativement facile à réaliser pour chaque période de la vie de l'Insecte. La plus grande partie des expériences a été effectuée à une température constante réglée à un demi degré près, et prise dans cette échelle thermique (27-34°).

CHAPITRE IV

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA DIAPAUSE

I

Recherche du rythme de la diapause dans les lignées de *Lucilia sericata*.

La plus grande partie des élevages a eu pour point de départ une ponte de *L. sericata* recueillie à l'extérieur.

Des générations successives issues de cette ponte ont été maintenues à une température constante (32° C.) dans des conditions d'aération et d'humidité optima.

A cette température de 32°, on obtient le développement complet, de l'œuf à la ponte de l'adulte qui en est issu, au bout de 226 à 243 heures (en tenant compte des variations individuelles), soit 9,5 à 10 jours environ. Comme les adultes peuvent pondre pendant 20 à 30 jours de leur vie imaginale, les pontes suivies ont été prélevées, tantôt au début, tantôt vers la fin de la période de ponte.

Une même lignée, suivie dans ces conditions pendant 7 ans environ, m'a permis d'observer plus de 80 générations. Ces générations se sont succédées d'une manière parfaitement régulière. Aucune d'entre elles n'a présenté, à aucun stade, le moindre arrêt de développement.

D'autres lignées ont été suivies pendant des temps plus courts. Elles étaient issues, soit de pontes obtenues au laboratoire, soit de pontes de *L. sericata* sauvages obtenues sur de la viande exposée à l'extérieur, soit de larves de cette espèce récoltées dans la nature.

J'ai suivi 8 à 10 générations de ces différentes lignées sans observer de diapause.

Je n'ai évidemment pas élevé toutes les pontes de toutes les femelles provenant de ces diverses souches initiales ; mais je n'ai procédé, non plus, à aucune sélection dans les élevages. Tous les individus des pontes successives ont été suivis d'un bout à l'autre de leur développement.

Il est nécessaire d'ajouter que d'autres lignées ont été suivies dans des conditions thermiques différentes : soit à une température plus basse 20° C., soit à une température plus haute 35° C. Dans ces conditions thermiques différentes, j'ai également pu obtenir plusieurs générations, sans relever l'apparition d'une génération spéciale affectée de diapause.

En résumé, quelle que soit l'origine des Insectes initiaux, si les conditions de milieu sont favorables au développement la diapause ne se présente jamais pour cette espèce de Muscides.

Ces résultats permettent de conclure que *L. sericata* est une espèce que E. ROUBAUD aurait dû classer dans sa catégorie d'« homodynames » et non dans sa catégorie « des hétérodynames », ainsi qu'il l'a fait en 1922 et en 1931.

II

Recherches pour provoquer la diapause au cours du développement embryonnaire.

I. — Influence des basses températures.

1. — TEMPÉRATURES VOISINES, MAIS AU-DESSUS DU SEUIL DE DÉVELOPPEMENT. — Pour toutes les températures comprises entre le seuil et l'optimum, le développement s'effectue sans arrêt ; on observe seulement, ainsi qu'on l'a montré dans le chapitre précédent, un ralentissement progressif et constant dans les processus embryogéniques, au fur et à mesure que la température décroît.

2. — TEMPÉRATURES AU-DESSOUS DU SEUIL DE DÉVELOPPEMENT. — Il y aurait eu un intérêt théorique à rechercher les possibilités de résistance aux basses températures, des œufs de cette espèce,

à différentes périodes du développement embryonnaire. Pour ce travail, je me suis borné à soumettre quelques lots d'œufs à des températures voisines ou au-dessous de 0° C., afin de constater, si un séjour plus ou moins prolongé dans des conditions thermiques qui arrêtent le développement, était susceptible d'avoir une répercussion sur la régularité du développement ultérieur de l'œuf.

EXPÉRIENCE 1 ⁽¹⁾. — Une ponte est mise pendant 140 heures à 5° C., puis amenée peu à peu à une température de 25° C. Tous les œufs se développent. Ils éclosent après un séjour d'environ 12 heures à 25°.

Exp. 2. — Une ponte séjourne à 0° C., dans une atmosphère sèche, pendant 2 heures. Elle est ensuite reportée à une température de 25° C. Après 12 heures environ de séjour à cette nouvelle température la totalité des œufs éclôt.

Exp. 3. — Une ponte est mise à — 3° C., en atmosphère sèche. La durée du séjour à cette température est de 48 heures. La ponte est ensuite ramenée graduellement à 20° C. Tous les œufs se développent et éclosent après 20 heures d'incubation.

Exp. 4. — Une ponte séjourne à — 8° C. en atmosphère sèche; pendant 10 heures. Les œufs, éclosent ensuite normalement à différentes températures : après 20 heures environ à 20° C. et 9 heures environ à 30° C.

Exp. 5. — Une ponte séjourne 10 heures à — 12° C. en atmosphère sèche. Les œufs ramenés à différentes températures favorables au développement, 20°-25°-30° C. et en atmosphère humide, n'éclosent pas.

Les œufs soumis aux expériences précédentes ont toujours été exposés aux basses températures, immédiatement après la

(1) Toutes les expériences données dans ce chapitre ont été répétées plusieurs fois sur des lots de 100 à 500 ou parfois 1.000 individus et les résultats représentent généralement les moyennes de plusieurs expériences.

ponte. Le passage ultérieur du froid au chaud a toujours été effectué d'une manière progressive. Ces expériences permettent de conclure qu'un arrêt de développement de quelques heures, occasionné par un séjour à des températures comprises entre le seuil du développement et -10°C. , n'apporte pas de modification sensible dans le développement embryonnaire. Celui-ci reprend d'une manière normale, dès que les conditions deviennent favorables.

II. — Influence de l'état hygrométrique. — On a vu, dans le chapitre précédent, p. 26, que l'œuf se développe d'une manière parfaitement régulière dans l'échelle des températures moyennes, si les conditions d'humidité sont favorables. Toutefois quelques exemples, déjà donnés dans le tableau I, montrent qu'on peut parfois observer des ralentissements dans les processus embryogéniques, lorsque les conditions hygrométriques sont défavorables.

Peut-on obtenir des diapauses de l'œuf en faisant agir ces facteurs? Les deux expériences suivantes ont été faites pour élucider cette question.

Exp. 6. — Une ponte fraîche est partagée en deux lots égaux (100 œufs chacun environ).

a) Le premier lot, mis à $29^{\circ}5\text{C.}$, dans les conditions optimales, sert de témoin et éclôt en totalité après 10 heures d'incubation.

b) Le deuxième lot effectue son développement à la même température que les témoins, mais dans une atmosphère sèche (10 à 15 0/0 de vapeur d'eau environ). Les éclosions sont échelonnées. Les premières, 60 0/0 environ, s'effectuent après 10 h. 30 et 10 h. 40 d'incubation; 20 à 25 0/0 du lot éclôt dans la demi-heure qui suit la première éclosion. Le reste des œufs n'éclôt pas.

Même en ne considérant que les éclosions les plus précoces, on note un retard de 30 minutes, c'est-à-dire de 5 0/0 sur le temps normal d'incubation.

Exp. 7. — Une ponte, prélevée dès son émission, est partagée en deux lots égaux de 100 œufs chacun environ.

a) Le premier lot sert de témoin. Il est mis à l'étuve à 21° C. dans les conditions normales. L'éclosion s'obtient après 20 h. 37 d'incubation.

b) Le deuxième lot est également incubé à 21° C., mais dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau. L'éclosion a lieu après 21 h. 30 de séjour à cette température. Le retard est de 50 minutes. Il représente 4 0/0 environ du temps nécessaire au développement normal.

Ces expériences, jointes à celles qui sont données dans le tableau I, mettent en évidence une différence sensible entre les temps d'éclosion de deux fractions de la même ponte, suivant la teneur de l'atmosphère en vapeur d'eau. Dans un cas, comme dans l'autre, excès ou insuffisance, on observe une influence nuisible du milieu qui se traduit par un retard dans l'éclosion. Ce retard ne doit pas être relié directement à des phénomènes de diapause. Il n'y a pas arrêt, mais seulement ralentissement des processus embryogéniques.

Dans certains cas, et particulièrement en atmosphère sèche, il s'ajoute au ralentissement du développement un fait mentionné p. 30. Une partie de la ponte ou la ponte toute entière peut donner des larves toutes formées qui demeurent dans l'œuf où elles peuvent manifester leur activité pendant plusieurs heures. Elles peuvent même parfois éclore si on les y aide par une intervention mécanique appropriée. Elles donnent alors des individus parfaitement viables.

Ce fait est à relier à un fait de même nature étudié par E. ROUBAUD (1929) sur *Aedes argenteus* Poiret. Pour cette espèce, l'auteur a observé en particulier « dans une même ponte, provenant de la même femelle, une certaine proportion d'œufs qui éclosent rapidement, tandis que le reste est constitué, en proportion variable, par des œufs durables » (p. 1106). « Un examen rapide permet tout d'abord de reconnaître que les œufs qui échappent à l'éclosion dans le temps normal doivent cette propriété à un état particulier de la larve qu'ils renferment, et non à un retard ou à un arrêt dans l'évolution embryonnaire » (p. 1105). Par des actions diverses, mécaniques ou chimiques, E. ROUBAUD a pu provoquer l'éclosion de larves primaires, normalement constituées, qui peuvent commencer leur croissance

une fois débarrassées de la coque qui les maintenait captives.

Dans le cas de *L. sericata*, comme dans celui des Aedines, on observe un retard dans l'éclosion d'une larve qui semble trop débile pour se libérer spontanément dans les délais normaux. En aucun cas, on ne peut dire que ces larves représentent des œufs durables. Mais, alors que les larves d'Aedines peuvent vivre dans un état de diapause incontestable, tout en restant enfermées dans leurs membranes ovulaires, les larves de *L. sericata* gardent leur activité et meurent au bout d'un certain temps (variable selon les conditions complexes du milieu), si une action extérieure n'intervient pas.

Elles ne peuvent donc pas être considérées comme étant en diapause à ce stade et dans ces conditions.

Donc, les conditions hygrométriques n'occasionnent pas de diapause nettement définie de l'œuf, ni de la jeune larve de *L. sericata*, mais seulement un léger ralentissement de l'évolution.

III. — Influence de l'état physiologique des parents. — Il est très difficile d'obtenir, en captivité, des pontes provenant de Mouches débiles ou mal nourries. Dans la majorité des cas, de tels sujets meurent sans avoir pondu. Si, par exception, ils arrivent à pondre, les œufs sont souvent stériles. J'ai pu, toutefois, observer quelques pontes viables. Les œufs, placés dans les conditions optima, ont eu un développement plus long que celui des œufs normaux. Une de ces pontes suivie à 29°, 5 C. a éclos avec un retard de 45 minutes environ, sur 10 heures que dure habituellement le développement à cette température. De plus, quelques-unes des larves n'ont pu éclore.

Mais, dans ce cas, pas plus que dans les précédents, il n'a été possible de déterminer une diapause caractérisée de l'œuf de *L. sericata*.

Toutefois, comme j'ai admis, au début de ce travail, que les diapauses correspondaient à tout arrêt de développement, quelle que soit la cause qui le détermine, peut-être y aurait-il lieu de considérer comme étant en diapause, les œufs qui ont leur développement interrompu par l'action des températures au-dessous du seuil de développement. On a vu, en effet (expérience 1), qu'une ponte peut demeurer en vie latente pendant

140 heures à 5° (ce qui représente environ 14 fois la durée du développement à 30°). On observe, évidemment, une suspension du développement due à un facteur extérieur : la température. Mais, après beaucoup d'autres auteurs, V. E. SHELFORD (1929) dans un travail tout récent laisse entendre que la suspension évolutive causée par des facteurs externes défavorables, et qui cesse dès que les conditions deviennent meilleures, ne devrait pas être incorporée dans le cas des diapauses. Il réserverait le terme de diapause pour les arrêts qui surviennent spontanément, sans cause apparente. On verra, dans la suite de ce travail, que faire le départ entre ces deux aspects des interruptions de développement est souvent difficile. Les faits précédents soulèvent immédiatement la question, mais sont insuffisants pour justifier la discussion. Certainement, le cas des œufs des races de vers à soie uni- et polyvoltines est, de toute évidence, bien différent. Si on se bornait à deux séries de faits de cet ordre, on pourrait nettement trancher la question et établir deux sortes de diapauses : celles qui dépendent uniquement des influences externes défavorables, celles, au contraire, qui tiennent à l'organisme seul, sans relation avec le milieu.

Il semble que chez *L. sericata* on ait l'amorce possible de la production de catégories d'œufs dissemblables, puisque certaines pontes, dans des conditions optima, se développent plus rapidement, d'autres plus lentement que les pontes normales. Dans les deux cas, ces variations sont indiscutablement liées à l'état physiologique des parents, lequel est en relation plus ou moins directe avec les conditions d'élevage, c'est-à-dire avec le milieu.

Tout ce que l'on peut conclure de ces faits est que la distinction proposée par SHELFORD est subtile. Toutefois, en analysant l'enchaînement des faits observés au cours du développement d'une ou de plusieurs générations, on verra par la suite, qu'on arrive souvent, en dernière analyse, à trouver l'action des facteurs externes comme agents exclusifs du déterminisme des diapauses.

On ne peut, de toute évidence, insister sur des exemples pris chez l'œuf de *L. sericata*, les arrêts étant trop exclusivement liés à l'action immédiate de la température et cessant dès que les conditions thermiques deviennent favorables à

la reprise du métabolisme. L'étude de la vie larvaire donnera au contraire des faits plus démonstratifs.

Il reste également à savoir comment, directement ou indirectement, le ralentissement du développement, observé par exemple lors d'une incubation dans des conditions hygrométriques défavorables, peut être relié à des diapauses. Il est certain que, dans ces conditions, on n'observe pas d'arrêt précis de développement. Mais, comme dans bien des cas, la diapause n'est pas l'unique expression d'un arrêt apparent de développement, mais se traduit seulement par une réduction extrême du métabolisme — n'a-t-on pas déjà, dans ce retard d'évolution, lié à l'excès ou à l'insuffisance d'humidité, l'amorce d'une réaction physiologique, dont la manifestation extrême est la diapause ?

III

Recherches pour provoquer la diapause au cours du développement larvaire.

La période d'alimentation part de l'éclosion et s'achève au moment où la larve a acquis son poids maximum. A une température de 32-33° C. (température comprise dans la zone thermique optimum) et dans des conditions de milieu favorables, on a vu que cette phase du cycle individuel s'effectue entre 39 et 40 heures environ. En faisant varier les conditions extérieures, même sans modifier la température, on peut donner à ce stade une durée beaucoup plus longue (2 fois, 4 fois et même plus).

I. — Influence de la température.

1. — TEMPÉRATURES COMPRISES ENTRE LE SEUIL DE DÉVELOPPEMENT ET L'OPTIMUM. — L'influence de la température comprise entre le seuil et l'optimum a été étudiée pour le développement larvaire dans le chapitre précédent. On a vu que, dans certaines limites thermiques, le développement devient de plus en plus lent au fur et à mesure que la température décroît. Même pour les températures relativement proches du zéro du déve-

loppement, on peut toujours observer une marche régulière quoique très ralentie de la croissance larvaire. Il en est de même pour l'activité qui n'est jamais inhibée. Toutefois, si on remarque fréquemment, à ces températures voisines du seuil, des temps de croissance beaucoup plus longs que ne l'indique la ligne théorique des vitesses, les retards ainsi observés ne sont pas directement liés à l'action de la température, mais aux conditions d'alimentation qui sont difficiles à réaliser dans cette partie de l'échelle thermique.

2. — TEMPÉRATURES INFÉRIEURES AU SEUIL DU DÉVELOPPEMENT. — Dès que la température est au-dessous du seuil, la croissance s'arrête.

De même que les précédentes, toutes les expériences qui suivent ont été faites avec des lots de 100 à 1.000 larves. Chaque expérience a été répétée plusieurs fois. Les chiffres qui suivent sont donc des chiffres moyens.

Exp. 8. — Des larves sont prélevées en période de croissance, après 15 heures d'alimentation à 32° C. Elles sont mises dans un récipient sec à 0° C. pendant une heure, puis reportées dans le milieu initial, à la température primitive. Dans ces conditions 15 0/0 environ des larves succombent après le retour à la chaleur, 10 à 12 0/0 demeurent inhibées pendant 20 à 40 minutes, puis elles reprennent peu à peu leur activité et s'alimentent. Le reste du lot, au contraire, reprend son activité 4 à 5 minutes après le retour à 32°.

Exp. 9. — Des larves élevées comme les précédentes à 32°, et à la même phase de leur croissance sont transportées à 0° C. ; mais, cette fois, la durée du séjour est de 12 heures : 2 à 5 0/0 seulement du lot se ranime, dès le retour aux conditions initiales. Toutes les autres larves sont mortes au cours du séjour à 0°.

Exp. 10. — De très jeunes larves, prélevées après 2 heures de croissance à 32° C., sont mises à 0° C. pendant une heure. Elles reprennent à peu près toute leur activité et leur développement, dès leur transport sur la nourriture et à la chaleur. La mortalité (qui correspond à 10 0/0 environ) peut être attribuée,

non seulement à l'action du froid, mais également aux traumatismes inévitables causés par la manutention de ces jeunes individus, qui sont très fragiles à cette période de leur croissance.

Exp. 11. — Des larves effectuent 15 heures de croissance dans les conditions optima à 32° C. Elles sont ensuite transportées dans un récipient desséché et maintenues, sans nourriture, la même température. Après 48 heures de jeûne, elles sont exposées à une température de 0° C. pendant 12 heures, puis, elles sont ramenées à la température initiale. Toutes les larves reprennent leur activité après quelques minutes de séjour à la chaleur.

Exp. 12. — Après 15 heures de croissance à 32° C. des larves sont transportées à 6° C. La durée du séjour à cette température est de 12 heures. L'activité reprend immédiatement, lors du retour aux conditions thermiques initiales.

Exp. 13. — Toujours après 15 heures de croissance à 32°, les larves sont isolées, sans nourriture, dans un récipient sec et maintenues 48 heures dans ces conditions. Elles sont ensuite exposées pendant 4 semaines à 5° C., à la suite de quoi elles sont reportées sur de la nourriture à 32°. Quelques larves meurent au cours de l'expérience (10 à 25 0/0 selon les lots). Les survivantes reprennent leur développement, dès le début de leur séjour dans les conditions optima.

Parmi toutes les larves observées dans les expériences précédentes, celles qui ont repris leur activité après leur séjour au froid ont été suivies jusqu'à la fin de leur croissance. Celle-ci s'est toujours terminée, mais d'une manière plus ou moins régulière et avec d'importantes variations dans l'évolution des individus (larves des expériences 8, 9, 10, 13). Seules, celles qui proviennent des expériences 11 et 12 ont achevé leur période d'alimentation d'une manière normale, c'est-à-dire avec des variations individuelles peu importantes dans leur croissance.

Donc, après un séjour à des températures au-dessous du

seuil de développement, la croissance larvaire peut reprendre, si on revient à des températures moyennes ou hautes.

Les perturbations occasionnées par le froid peuvent cependant être très importantes. Dans certaines conditions expérimentales, on note en effet un taux de mortalité très élevé.

Les expériences précédentes permettent d'envisager la résistance au froid et la reprise ultérieure d'une croissance régulière en relation :

1° avec la valeur de l'écart thermique entre le seuil du développement et la température de l'expérience ;

2° avec la durée du séjour aux basses températures ;

3° avec l'état de croissance de la larve, c'est-à-dire avec son stade ;

4° à un même stade, les réactions des larves sont en relation avec l'état physiologique de l'organisme. Les larves déshydratées et soumises à un jeûne préalable sont moins affectées par les températures basses que les larves hydratées et gorgées d'aliments récemment ingérés.

Donc, dans certaines conditions, et après une période de jeûne, on peut maintenir en arrêt de développement des larves prises au cours de leur période de croissance. Cet arrêt, qui est une diapause semblable à celles d'une quantité de larves hivernantes, peut durer plusieurs semaines chez *L. sericata*, à ce stade de son évolution, sans que la croissance ultérieure subisse de perturbations lors du retour aux conditions optima.

La diapause de ces larves est semblable à celle qui peut être obtenue à tous les stades par l'action du froid. Elle cesse lors du retour aux conditions normales. Cependant, après la reprise de leur croissance, on observe souvent chez ces larves une nouvelle période de diapause, indépendante cette fois de la température. Mais cette diapause, répercussion lointaine de l'action du froid, se manifeste au cours de la période prénymphale et sera envisagée plus loin.

3. — TEMPÉRATURES COMPRISES ENTRE L'OPTIMUM ET LA LIMITE VITALE SUPÉRIEURE.

Exp. 14. — Un lot de larves en période de croissance, après 15 heures d'alimentation à 32° C., est transporté, avec de la nour-

riture, à 39° C. La durée du séjour à cette température est de 5 heures. Pendant toute la durée de leur séjour les larves s'alimentent peu et se déplacent avec une très grande activité dans le récipient d'élevage. Une fois ramenées à la température initiale, les larves ralentissent peu à peu leurs mouvements et reprennent leur alimentation d'une manière plus ou moins régulière.

Dans ce cas, on n'observe pas de diapause pendant la période de croissance. Si l'arrêt de développement consécutif à l'action d'une trop haute température survient, c'est à un stade ultérieur.

4. — TEMPÉRATURES FLUCTUANTES ET LEURS RELATIONS AVEC LA RAPIDITÉ DU DÉVELOPPEMENT PENDANT LA CROISSANCE. — On considère habituellement que les températures fluctuantes déterminent une accélération de la croissance. Les expériences précédentes montrent bien que le développement peut reprendre, mais n'indiquent pas si celui-ci est plus rapide ou plus lent que le développement normal à une température constante. Une série de mesures ont été effectuées afin de vérifier ce fait. Tableau V.

TABLEAU V. — *Développement à des températures fluctuantes.*

Exp.	Durée	Température	Température effective	Heures-degrés	Constante thermique	Observations
14	15 h.	33°	25°,4	381,0	937	Fluctuations thermiques comprises dans les températures optima.
	12 h.	27°	19°,4	232,8		
	12 h. 45	33°	25°,4	324,10		
15	15 h.	33°	25°,4	381,0	972	Fluctuations thermiques comprises entre la température optimum, basse et optimum.
	72 h.	10°	2°,4	172,8		
	16 h. 30	33°	25°,4	419,1		
16	15 h.	33°	25°,4	381,0	1056	Fluctuations comprises entre une température optimum, au-dessous du seuil de développement et optimum.
	24 h.	4°	1°	1		
	24 h.	18°	10°,4	249,6		
	16 h. 45	33°	25°,4	425,45		
17	15 h.	33°	25°,4	381,0	1121	Fluctuations comprises entre une température optimum et au-dessus de l'optimum.
	7 h.	39°	31°,4	249,8		
	20 h. 30	33°	25°,4	520,7		

Pour évaluer avec une approximation suffisante la vitesse relative du développement, pour un stade déterminé, à des températures fluctuantes comprises dans l'échelle des températures moyennes, il suffit de totaliser la quantité d'énergie calorifique, mesurée en heures-degrés, à ces différentes températures et comparer la somme obtenue à la constante thermique qui caractérise normalement ce stade.

Par exemple, si la larve de *Lucilia* a accompli sa croissance totale en séjournant pendant des temps $\bar{D}$, D' , D'' , à trois températures effectives différentes, T , T' , T'' , le nombre d'heures-degrés N qui a été nécessaire pour obtenir la croissance dans ces conditions est de :

$$N = (\bar{D} \times T) + (D' \times T') + (D'' \times T'')$$

un chiffre N , inférieur à la constante thermique, est la preuve d'un développement accéléré ; inversement, un chiffre qui lui est supérieur indique un retard dans le développement.

Les expériences suivantes ont été faites avec des lots de 200 à 300 larves environ, prélevées dès leur éclosion. Les conditions d'alimentation et d'humidité ont été équilibrées différemment, de manière à réaliser l'optimum pour chaque nouvelle température subie par les larves.

Aux températures constantes correspondantes la croissance exige environ 984 heures-degrés.

EXP. 14. — Les larves pendant les 15 heures qui suivent l'éclosion se développent à 33° C. Elles sont ensuite mises pendant 12 heures à 27° C., puis ramenées à la température initiale. Il faut alors 12 h. 45 de séjour à cette dernière température pour obtenir la fin de la croissance. Dans ces conditions (Tableau V), la durée totale du stade s'est effectuée en 937 heures-degrés, malgré les traumatismes possibles causés par le transport d'un milieu à un autre.

EXP. 15. — Les larves effectuent les 15 premières heures de leur croissance à 33° C ; elles sont ensuite mises pendant 72 heures à 10° C., puis ramenées à la température initiale, où la fin de la croissance exige 16 h. 30. La totalité du stade s'est

alors effectuée avec 972 heures-degrés (Tableau V). Ce chiffre est trop voisin du chiffre de la constante thermique pour mettre en évidence avec certitude une accélération due à ces écarts de température.

Exp. 16. — Après 15 heures d'alimentation à 33° C., les larves sont mises à sec pendant 24 heures à 1° C., puis ramenées 24 h. à 18° C. et enfin, elles achèvent leur croissance à 33° en 16 h. 45. La quantité d'énergie calorifique nécessaire aux larves pour effectuer leur croissance est, dans ce cas, de 1.056 heures-degrés, ce qui marque un retard sensible dans la croissance ⁽¹⁾ (Tableau V).

Exp. 17. — Après 15 heures d'alimentation à 33° C., les larves sont cette fois transportées à 39° C. La durée du séjour à cette température est de 7 heures. Les larves sont ramenées ensuite à 33° où la fin du stade est obtenue après 20 h. 30.

Le retard de la croissance est encore plus accusé que dans l'expérience précédente. Il faut aux larves 1.121 heures-degrés pour effectuer leur croissance (Tableau V).

Des expériences de cet ordre demanderaient à être multipliées tout en variant les écarts thermiques de manières différentes, à des stades divers de la croissance. Toutefois, les quatre types d'expérience donnés plus haut indiquent nettement :

1° Que le développement est accéléré par les températures fluctuantes, lorsque les écarts thermiques sont compris dans les températures favorables au développement, ou voisins de ces températures favorables.

2° Que le développement est retardé si les écarts thermiques sont importants, en particulier, si dans la période de croissance s'intercale un séjour à des températures au-dessous du seuil, ou au-dessus de l'optimum thermique.

Il est nécessaire d'ajouter que les chiffres donnés par des expériences de cette nature peuvent être variables, selon la période de la vie au cours de laquelle les larves subissent le séjour aux températures comprises en dehors des limites de

(¹) Un séjour à une température de -5° C. entraîne la mort de toutes les larves.

l'optimum ; mais, malgré ces variations, les résultats expérimentaux s'orientent toujours dans le même sens.

II. — Influence de l'humidité. — Les conditions d'humidité du milieu alimentaire peuvent avoir une influence considérable sur le cours de la croissance, toutefois, elles ne déterminent pas, à ce stade, de diapause nettement caractérisée. Le développement peut être ralenti, mais les larves gardent toujours leur activité tant qu'elles n'ont pas effectué leur dernière mue. C'est seulement après cette dernière que la diapause durable peut se présenter. Elle apparaît alors comme une répercussion des conditions hygrométriques défavorables subies au cours de la période d'alimentation.

Dans cette recherche de l'influence de l'humidité sur la marche du développement au cours de la période d'alimentation, l'état hygrométrique de l'air n'a pas à être pris en considération. Si élevée que soit, autour de la larve, la teneur de l'air en vapeur d'eau, celle-ci ne peut représenter qu'une infime partie de l'eau dont l'insecte a besoin pour effectuer son développement, seul ; l'état d'hydratation du milieu nutritif doit être envisagé.

A une température de 32-33° C., si les aliments sont fournis en quantité suffisante et maintenus constamment humides, le développement s'effectue totalement en 39 ou 40 heures environ (comme il a été dit p. 32).

Si la nourriture est aussi abondante et si la température est toujours 32-33° C., mais si l'eau est donnée en quantité insuffisante, la période de croissance est beaucoup plus longue. Cette lenteur de la croissance est sous la dépendance directe de l'eau absorbée. C'est ainsi qu'en diminuant progressivement la quantité d'eau alimentaire, j'ai obtenu des durées de ce stade de plus en plus longues (50, 60 et même 100 heures).

D'ailleurs, dans ce cas, l'action de l'eau est, non seulement directe, mais aussi indirecte.

La liquéfaction des aliments favorise en effet :

1° les déplacements des animaux dans leur nourriture, ce qui entraîne une dispersion des larves indispensable pour une bonne croissance ;

2° une évolution plus rapide de la flore bactérienne qui crée,

à son tour, en décomposant activement la viande, le milieu nutritif le meilleur pour l'alimentation des larves.

Pendant toute la durée de leur séjour en milieu nutritif insuffisamment hydraté, les larves demeurent actives, leur poids augmente d'une manière très faible, mais constante. Cependant, si le milieu continue à se dessécher, un moment vient où l'augmentation de poids n'est plus possible, les larves cessant presque totalement de s'alimenter. Les phénomènes alors observés sont donc en liaison immédiate avec l'état de jeûne. L'analyse de ces phénomènes est envisagée dans le paragraphe qui suit.

III. — **Influence de l'alimentation.** — On peut envisager le rôle de l'alimentation sur la croissance de divers points de vues :

- 1° qualité de l'alimentation ;
- 2° quantité des aliments absorbés ;
- 3° régularité de l'alimentation.

Les larves de *L. sericata* peuvent effectuer leur croissance en se nourrissant de substances diverses. Afin de vérifier l'influence de la qualité de l'alimentation sur la rapidité de la croissance, j'ai conduit parallèlement plusieurs élevages, les uns sur de la viande, à différents états de décomposition, les autres sur des excréments de chien.

Les conditions d'alimentation les plus aptes à déterminer une croissance rapide sont liées à un certain état de décomposition de la viande, difficile à déterminer d'une manière précise, et que seule la pratique des élevages permet d'apprécier.

En deçà ou au delà de cet état spécial, la croissance est retardée. Il en est de même lorsque la croissance s'effectue aux dépens d'excréments, ou dans un milieu nutritif initialement favorable, mais insuffisamment renouvelée et où s'accumulent les produits d'excrétion des larves.

On obtient toujours le cycle complet de l'Insecte avec un milieu nutritif abondant et de mauvaise qualité ; mais également, on observe toujours un retard corrélatif dans la durée de ce cycle. Ce retard résulte d'une période de croissance plus longue, auquel s'ajoute souvent une diapause qui survient au cours de la période prénymphe.

Lorsque le milieu contient tous les éléments nécessaires à la

croissance et que la larve s'alimente, elle croit sans interruption et d'une manière régulière, jusqu'à l'obtention de son poids maximum. On peut modifier cette croissance normale en faisant varier la régularité de l'alimentation, c'est-à-dire la quantité de nourriture fournie aux larves.

Des expériences ont été faites pour examiner si une alimentation discontinue ou insuffisante déterminait une diapause pendant la période de croissance.

En donnant à un lot de larves une nourriture quantitative-ment insuffisante, on obtient un retard dans la croissance des larves de ce lot par rapport aux larves témoins. Mais, ce retard peut être attribué, non seulement à une pénurie d'aliments, mais aussi à une mauvaise qualité de la nourriture absorbée. En effet, des larves isolées avec trop peu de provisions finissent toujours par absorber une nourriture chargée de leurs produits de déchets. Les résultats sont donc plus exacts s'ils proviennent d'expériences basées sur une alimentation saine, abondante, mais discontinue. Cette alimentation discontinue peut se concevoir périodique et régulière, de la naissance de la larve à la fin de sa croissance, ou de la naissance jusqu'à une phase variable du développement, ou seulement pendant la fin de la vie larvaire. Des expériences de cet ordre peuvent présenter une grande diversité, selon la manière dont on combine les temps correspondant à l'alimentation et les temps correspondant au jeûne. A ces conditions expérimentales peuvent s'ajouter encore une série de variantes. La période de jeûne peut s'effectuer en atmosphère très sèche ou en atmosphère plus ou moins humide. On peut également faire jouer l'influence de la température et provoquer des écarts thermiques, lors du passage d'une période de jeûne à une période d'alimentation.

Je ne donnerai que les expériences les plus typiques, c'est-à-dire celles qui ont eu comme résultat la détermination d'une diapause proche ou lointaine.

Les trois séries d'expériences qui suivent comportent des périodes successives de jeûne et d'alimentation, de durées à peu près semblables. Ces expériences ont été faites avec des lots de 300 à 400 larves. Les poids donnés dans les tableaux VI-VII-VIII, correspondent aux poids successifs de 100 larves prélevées au hasard dans ces lots.

Des lots témoins, alimentés d'une manière régulière à 29°,5 C., effectuent leur croissance en 48 heures. Le léger retard (2 heures) dans la croissance de ces larves, par rapport à la croissance normale, peut être attribué à la manipulation fréquente des larves pour les pesées de contrôle.

Exp. 18. — L'alimentation discontinue commence après une première période d'alimentation, qui dure de l'éclosion à la 10^e heure de la vie larvaire. Les périodes de jeûne, comme les périodes d'alimentation, ont été subies à la même température, 29°,5 C. Pendant la phase de jeûne, l'humidité de l'air à l'intérieur du récipient qui renferme les larves est maintenue à 60 0/0 environ de vapeur d'eau.

Les résultats de cette expérience, donnés dans le tableau VI, mettent en évidence les faits suivants :

TABLEAU VI. — *Croissance des larves soumises à un régime irrégulier (milieu humide pendant le jeûne).*

Heures	Température	Poids		Perte de poids pendant le jeûne	Poids acquis pendant l'alimentation
0 à 10 h.	29°,5	0 gr. 080	Alimentation		0 gr. 080
10 à 20 h.	id.	0 gr. 063	Jeûne	0 gr. 017	
20 à 34 h.	id.	0 gr. 978	Alimentation		0 gr. 915
34 à 48 h.	id.	0 gr. 874	Jeûne	0 gr. 104	
48 à 60 h.	id.	2 gr. 672	Alimentation		1 gr. 748
60 à 69 h.	id.	2 gr. 388	Jeûne	0 gr. 284	
69 à 80 h.	id.	4 gr. 407	Alimentation		2 gr. 019
80 à 92 h.	id.	4 gr. 019	Jeûne	0 gr. 388	
92 à 102 h.	id.	5 gr. 106	Alimentation		1 gr. 087
			Total :	0 gr. 793	5 gr. 899

La durée de la période de croissance des lots soumis au jeûne dans ces conditions est prolongée. Au lieu de 48 heures, elle atteint 100 heures environ. Pendant la période de jeûne, on enregistre une perte de poids sensible, et d'autant plus élevée que la taille des larves est plus grande.

Pendant ces temps de jeûne, relativement courts, les larves ne peuvent être considérées comme étant en diapause. Elles

demeurent constamment actives, se déplacent sans cesse. Leur activité physiologique se manifeste, en particulier, par la digestion progressive et complète des derniers aliments absorbés au cours de la période précédente.

Dans ces conditions expérimentales, les larves peuvent effectuer leur croissance complète. Leur poids maximum est voisin du poids maximum des larves normales.

EXP. 19. — Cette expérience, conduite parallèlement à la précédente, comporte les mêmes durées de jeûne et d'alimentation aux mêmes périodes de la vie larvaire. La température est également constante (29°,5 C.), mais pendant la durée du jeûne, l'atmosphère du récipient qui enferme les larves est desséchée par de l'acide sulfurique.

Les résultats de cette expérience sont groupés dans le tableau VII.

TABLEAU VII. — *Croissance des larves soumises à un régime irrégulier (milieu desséché pendant le jeûne).*

Heures	Température	Poids		Perte de poids pendant le jeûne	Totalisation des poids acquis
0 à 10 h.	29°,5	0 gr. 087	Alimentation		0 gr. 087
10 à 20 h.	id.	0 gr. 056	Jeûne	0 gr. 031	
20 à 34 h.	id.	1 gr. 043	Alimentation		0 gr. 987
34 à 48 h.	id.	0 gr. 791	Jeûne	0 gr. 252	
48 à 60 h.	id.	2 gr. 512	Alimentation		1 gr. 721
60 à 69 h.	id.	2 gr. 147	Jeûne	0 gr. 365	
69 à 80 h.	id.	4 gr. 090	Alimentation		1 gr. 943
80 à 92 h.	id.	3 gr. 527	Jeûne	0 gr. 563	
92 à 102 h.	id.	4 gr. 656	Alimentation		1 gr. 129
			Total :	1 gr. 211	5 gr. 867

Dans ce cas encore, la vie larvaire est prolongée. Bien que les conditions thermiques et le rythme d'alimentation restent les mêmes que dans l'expérience précédente, la croissance est plus lente, lorsque le jeûne est subi en atmosphère desséchée que lorsqu'il est subi en atmosphère humide. Ce fait est lié à une perte de poids, plus grande, lorsque le jeûne a lieu en milieu

sec que lorsqu'il a lieu en milieu humide ; de plus, l'augmentation du poids, pendant la période d'alimentation qui suit l'inanition en milieu déshydraté, est généralement inférieure à celle qui est acquise après un jeûne en milieu hydraté.

En atmosphère desséchée, les larves se déplacent avec activité pendant les premières heures d'inanition, cette activité se ralentit vers la fin de leur séjour dans le milieu sec. La digestion des derniers aliments ingérés est imparfaite : 30 à 40 0/0 des larves présentent encore des résidus alimentaires dans leur tube digestif au moment où le jeûne prend fin.

EXP. 20. — Un troisième lot subit des périodes de jeûne et d'alimentation de durées égales à celles des lots précédents ; seulement, dans ce cas, la phase de nutrition s'effectue à 29°,5 C., et la phase d'inanition à 15° C., en atmosphère humide (50 à 60 0/0 de vapeur d'eau dans l'air des récipients d'élevage).

Les résultats de cette expérience figurent dans le tableau VIII.

TABLEAU VIII. — *Croissance des larves soumises à un régime irrégulier et à des températures fluctuantes (milieu humide pendant le jeûne).*

Heures	Température	Poids		Perte de poids pendant le jeûne	Totalisation des poids acquis
0 à 10 h.	29°,5	0 gr. 077	Alimentation		0 gr. 077
10 à 20 h.	15°	0 gr. 074	Jeûne	0 gr. 006	
20 à 34 h.	29°,5	1 gr. 438	Alimentation		1 gr. 067
34 à 48 h.	15°	1 gr. 042	Jeûne	0 gr. 096	
48 à 60 h.	29°,5	2 gr. 965	Alimentation		1 gr. 923
60 à 69 h.	15°	2 gr. 816	Jeûne	0 gr. 149	
69 à 80 h.	29°,5	5 gr. 067	Alimentation		2 gr. 251
			Total :	0 gr. 251	5 gr. 348

La croissance maximum (correspondant à un poids voisin de 5 gr. pour cent individus) est atteinte vers la 80^e heure d'expérience, ce qui supprime la dernière période de jeûne, car les larves passent au stade prénymphal.

Ici encore, la période de croissance larvaire est prolongée, mais bien moins que pour les deux lots précédents. Les causes de ce moindre retard sont les suivantes : d'une part, la perte de poids subie pendant l'inanition est plus faible à une température de 15° qu'à une température plus élevée, d'autre part, le choc thermique dû au passage de 15° à 29°,5 accélère la croissance, lorsque les larves sont ramenées dans leur milieu nutritif.

Pendant leur séjour à 15°, alors qu'elles sont privées de nourriture, les larves ne présentent pas de diapause, l'activité ne cesse pas, la digestion des aliments absorbés au cours de la période d'alimentation s'effectue totalement ou presque.

Si on considère les chiffres obtenus dans ces trois séries d'expériences (Tableaux VI-VII-VIII), on voit que les écarts de poids sont variables selon les conditions de milieu, pour des périodes égales de jeûne. Il est évident que, plus les écarts de poids sont importants, plus l'irrégularité de la croissance est accentuée. Pour de telles durées de jeûne, ces irrégularités n'inhibent pas les possibilités de croissance. Les larves atteignent généralement leur poids maximum. C'est seulement au cours de la période prénymphale que l'influence d'une croissance irrégulière peut se manifester par une diapause.

Dans les lots précédents, le taux des larves ultérieurement affectées de diapause se montre en relation directe avec l'ampleur des écarts de poids réalisés pendant la croissance. Ce qui revient à dire que la diapause peut être sous la dépendance directe de la régularité de la croissance.

Si, au lieu de faire alterner régulièrement des périodes d'alimentation et des périodes de jeûne sensiblement égales et d'une durée relativement courte, on intercale, entre deux périodes d'alimentation, des périodes de jeûne beaucoup plus longues, on obtient des résultats différents des précédents :

a) La perte de poids n'est pas constante. Très élevée pendant les premières heures de jeûne, elle décroît sensiblement quand cette période se prolonge.

b) Lors du transport dans un milieu nutritif après une phase de jeûne prolongé, les réactions des larves sont diverses. Ces réactions dépendent, d'une part, de la durée du jeûne, d'autre

part, de l'âge de la larve lors de sa période d'inanition. En effet, les jeunes larves soumises à un jeûne de longue durée, dans un milieu favorable ou défavorable, gardent très longtemps la possibilité de se réalimenter et de reprendre leur croissance, lorsqu'elles sont remises en contact avec de la nourriture. Les larves plus âgées, au contraire, perdent la possibilité de se réalimenter après une période de jeûne relativement courte. La croissance pondérale de ces larves en état d'inanition est limitée par une entrée prématurée dans le stade prénympgal.

De ce fait, avant de donner le résultat des expériences suivantes, il est nécessaire de définir les différents stades de la vie larvaire de *L. sericata* au cours de sa période de croissance.

Chez *Lucilia*, comme chez tous les Muscides, on observe deux mues qui délimitent trois formes larvaires à caractères morphologiques externes très différents. Ces changements morphologiques d'un stade à l'autre affectent, en particulier, les crochets et les différents stigmates. Ces particularités d'anatomie externe sont trop connues pour qu'il soit utile de les décrire ou de les figurer dans ce travail.

Lorsque la jeune larve éclôt, elle mesure, en extension, environ 2,3 mm. ; 100 larves, à ce stade, pèsent environ 0^{gr},008. D'après certains auteurs, la jeune larve muerait peu de temps après l'éclosion et avant d'avoir pris aucune nourriture. Je n'ai pas observé cette mue précoce. Au contraire, j'ai vu les larves s'alimenter dès leur éclosion, s'accroître progressivement et muer lorsqu'elles ont atteint une taille voisine de 4,5 mm. A ce moment les larves ont effectué leur premier stade larvaire. A 29^o,5 C., cette mue s'effectue 12 à 15 heures après l'éclosion.

Après abandon de cette première exuvie, les larves entrent au stade 2. Leur longueur est sensiblement la même avant et après la mue. Seule l'épaisseur du corps s'est accrue. A 29^o,5, ce 2^e stade prend fin vers la 23^e heure de vie larvaire. La larve mesure alors 10 à 11 mm., 100 larves pèsent 0^{gr},825 environ. C'est au voisinage de ce poids que la deuxième mue se produit.

La larve passe alors à son 3^e stade. Cette fois encore la mue n'est pas suivie d'une augmentation de longueur ; la larve épaissit seulement. En fin de croissance à 29^o,5, c'est-à-

dire 46 heures environ après l'éclosion, la longueur de la larve est de 19 à 20 mm. et 100 larves pèsent environ 5^{gr},500.

Tant que les larves n'ont pas effectué leur deuxième mue, il est possible d'obtenir la réalimentation après un jeûne prolongé. C'est seulement quelques heures après cette deuxième mue et surtout vers la fin de la période d'alimentation, que les possibilités de réalimentation sont entravées, à la suite d'une phase d'inanition. Aussitôt après leur passage au troisième stade larvaire, les larves qui ont jeûné se comportent à peu près comme celles des premier et deuxième stades.

La série d'expériences qui suit porte sur des larves susceptibles d'avoir leur croissance modifiée par une longue période de jeûne. Pour étudier l'influence du jeûne sur le cycle, il faut tenir compte : 1^o du stade ; 2^o du poids des larves au début des expériences.

EXP. 21. — Cette expérience comporte une période de jeûne de 48 heures, imposée à des larves qui viennent d'effectuer leur deuxième mue et dont le début de croissance a eu lieu à une température de 29^o,5 C. De semblables larves (qui pèsent en moyenne 0^{gr},825 pour 100 individus) sont soumises au jeûne dans diverses conditions de milieu. J'envisagerai trois modalités de milieu et leur influence sur trois séries de lots semblables.

La première série est transportée dans un milieu où l'atmosphère est saturée de vapeur d'eau.

La deuxième série est transportée dans un milieu où l'air contient 60 0/0 environ de vapeur d'eau.

La troisième série est transportée dans un récipient où l'air est desséché à l'acide sulfurique.

Au bout de ce temps, la reprise de la croissance est possible pour tout ou partie des larves des trois séries de lots.

Les larves des première et deuxième séries se réalimentent toutes, dès l'instant où elles sont mises en contact avec de la nourriture.

Les larves de la troisième série meurent en grande partie au cours de l'expérience (60 0/0 environ). Les larves qui demeurent en vie après les 48 heures de jeûne ont un comportement individuel variable. Quelques-unes, les plus nombreuses, commencent à absorber des liquides nutritifs tout en demeu-

rant immobiles, dès le premier contact avec leurs aliments. D'autres demeurent inertes pendant un certain temps (1 heure ou 2) et finissent par s'alimenter. D'autres enfin ne peuvent reprendre leur croissance (10 à 12 0/0 des lots) et meurent après quelques heures de séjour dans le milieu nutritif. Celles qui reprennent leur croissance atteignent leur poids maximum avec un retard sensible sur les larves des lots 1 et 2. Ce retard est variable; il peut atteindre 3 à 4 heures.

Exp. 22. — Cette expérience est faite sur 3 séries de lots dont les larves qui les constituent sont prises au même stade que les précédentes. Toutes les conditions expérimentales demeurent semblables à celles de l'expérience 21; seule, la durée du jeûne est différente, de 48 heures elle est portée à 4 jours.

Les résultats obtenus sont les suivants :

1^{re} série. — Les larves qui ont effectué leur période de jeûne dans une atmosphère saturée d'eau reprennent immédiatement leur alimentation, lorsqu'elles sont ramenées dans leur milieu nutritif.

2^e série. — Les larves qui ont effectué leur période de jeûne dans une atmosphère humide (60 0/0 de vapeur d'eau environ) sont moins actives que les précédentes. Elles reprennent cependant leur croissance interrompue.

3^e série. — Au cours du jeûne en milieu déshydraté, on observe, sur des lots de 500 larves au moins, 5 0/0 environ de pupes, dont quelques-unes anormales, 80 0/0 environ de larves qui sont mortes au cours de l'expérience, 15 0/0 environ de larves demeurées en vie.

Ces dernières, encore vivantes après 4 jours de jeûne, reprennent peu à peu leur alimentation et achèvent lentement leur croissance.

Exp. 23. — Cette expérience met en évidence le rôle d'une période de jeûne de courte durée (48 heures) sur le développement des larves qui, ayant effectué leur deuxième mue, ont poursuivi leur croissance au 3^e stade larvaire jusqu'à l'obtention d'un poids voisin de 2^{gr} à 2^{gr},5 pour 100 individus.

La croissance de ces larves s'est effectuée à 29°5 C. Cette

température est maintenue pendant la durée du jeûne. Différents lots de ces larves subissent leur période d'inanition dans des conditions d'humidité diverses.

1^{re} série. — Le jeûne est subi en milieu très humide. Dans ce cas, les larves reprennent normalement leur croissance après une inanition de 48 heures.

2^e série. — Le jeûne est subi en milieu relativement sec (30 0/0 environ de vapeur d'eau dans le récipient d'élevage).

Dans ce cas, les réactions des larves reportées, après 48 heures de jeûne, dans leur milieu nutritif, sont variables. Quelques larves, 4 à 5 0/0, se sont nymphosées au cours de l'expérience, 70 0/0 environ se réalimentent normalement. Le reste 25 0/0 environ se réalimente, mais très lentement. Parmi ces dernières larves quelques-unes poursuivent leur croissance, mais avec beaucoup de retard, les autres 5 0/0 environ meurent après avoir ingéré quelques aliments.

3^e série. — Le jeûne est subi en atmosphère desséchée.

Les résultats obtenus dans ce cas accentuent ceux de l'expérience précédente.

On observe quelques pupes, 4 à 5 0/0. On obtient la réalimentation d'une partie des larves restantes, mais le taux de celles qui achèvent normalement leur croissance est très faible, 20 0/0 environ. La plus grande partie des lots évolue d'une manière anormale : la croissance est retardée. Le taux de la mortalité est plus élevé (10 à 15 0/0 environ).

Exp. 24. — Toutes les conditions demeurent semblables à celles de l'expérience précédente. Seule, la durée du jeûne est portée à 5 jours.

1^{re} série. — Les larves jeûnent dans un milieu très humide. Dans ce cas encore, elles gardent la possibilité de se réalimenter, malgré la durée accrue de la période d'inanition.

2^e série. — Les larves jeûnent en milieu légèrement humide.

3^e série. — Les larves jeûnent en milieu déshydraté.

Pour les deux premières séries, comme pour les séries 2 et 3 de l'expérience précédente, les résultats donnent encore la même indication.

On observe diverses réactions des larves, soit pendant, soit après la période de jeûne.

Pendant le jeûne, une partie des larves se transforme en pupes (40 à 45 0/0 pour le lot 2), on obtient un taux généralement moindre pour les lots 3 (25 à 30 0/0 environ). Quelques larves meurent (5 à 10 0/0 pour le lot 2 ; 25 à 30 0/0 pour le lot 3).

Après le jeûne, les larves restantes se comportent d'une manière variable.

Certaines d'entre elles sont prêtes à effectuer la mue qui donnera le puparium. Elles sont circales, ont une locomotion très ralentie lorsqu'on provoque leurs déplacements par des excitations variées. D'autres, au contraire, sont encore très actives. Reportées dans leur milieu nutritif, ces larves évoluent d'une manière différente.

Celles qui sont très près de leur métamorphose fuient nettement la nourriture et se nymphosent au bout d'un laps de temps variable, mais qui ne dépasse jamais 30 minutes à 1 heure. Cependant, certaines de ces dernières se réalimentent parfois. Dans ce cas, elles absorbent fort peu d'aliments, abandonnent ou non le milieu nutritif et meurent sans avoir pu effectuer la digestion des substances absorbées. Cette inaptitude à la réalimentation doit être attribuée à la proximité de la nymphose, qui était amorcée à la fin de la période de jeûne.

Quant aux larves, qui étaient encore actives à la fin de la période d'inanition, leur alimentation reprend d'une manière plus ou moins normale, dès qu'elles sont en présence de leurs aliments habituels.

Exp. 25. — Des larves sont privées de nourriture au troisième stade larvaire, alors qu'elles ont un poids inférieur au poids maximum, mais proche de lui (4^{er} à 4^{er},500 pour 100 individus au lieu de 5^{er} poids max.).

Un premier lot de ces larves jeûne 48 heures à 29°,5 C. dans un milieu relativement sec (30 0/0 environ de vapeur d'eau).

Au bout de ce temps d'inanition, la réalimentation des larves est difficile. Elle est cependant encore possible mais seulement pour quelques individus du lot.

Un deuxième lot jeûne 3 jours dans ces mêmes conditions. Dans ce cas, la réalimentation est impossible. Certaines larves

se sont métamorphosées, les autres fuient nettement le milieu nutritif.

Un troisième lot de larves jeûne 5 jours, mais à une température relativement basse, 12 à 13° C.

Ces larves, ramenées sur leur nourriture à 29°,5, après cette période de jeûne, se réalimentent toutes et atteignent rapidement leur poids maximum.

Done, le jeûne, situé vers la fin de la période d'alimentation, peut définitivement supprimer les possibilités de croissance ultérieure. Toutes les larves entrent, en effet, d'une manière irréversible dans la période prénymphale, si la durée de l'inanition se prolonge au delà de 48 heures, à 29° C. La reprise de la croissance ne peut avoir lieu à haute température, qu'à la faveur d'un choc thermique, c'est-à-dire si le jeûne a eu lieu à une température plus basse que la température initiale de l'élevage.

Il résulte, d'ailleurs, de toutes les expériences précédentes, (de 21 à 25 inclus), que la possibilité d'entrer dans la phase prénymphale à la suite de l'inanition est commune à toutes les larves qui ont effectué leur 2^e mue. Si les conditions favorables de milieu sont établies avec précision, et rigoureusement surveillées, on peut donc obtenir des pupes aux dépens de larves dont le poids va en décroissant de 5^{sr} à 0^{sr},845 environ (pour 100 larves). Les faits expérimentaux montrent qu'on peut obtenir des pupes en partant de larves d'un poids encore inférieur. En effet, si on fait jeûner des larves, alors qu'elles se trouvent au deuxième stade larvaire et que leur poids est voisin de 0^{sr},500, ces larves demeurent actives malgré l'inanition, elles poursuivent leur développement et effectuent leur deuxième mue en dépit de leur poids réduit. Elles entrent donc prématurément au troisième stade larvaire. Si le jeûne se prolonge, et si les conditions de milieu sont favorables, elles poursuivent encore leur développement, entrent dans la période prénymphale et effectuent leur métamorphose.

J'ai cherché à obtenir la nymphose de jeunes larves prises au premier stade larvaire. J'ai pu observer la première et la deuxième mue, mais n'ai pas réussi à obtenir la métamorphose.

Ainsi, au cours de la croissance larvaire, l'influence des facteurs externes peut se traduire soit par un ralentissement, soit par une accélération du développement.

1° La température, si les autres facteurs du milieu sont favorables, joue son rôle habituel. En passant des températures optima aux températures voisines du seuil, les durées de développement sont de plus en plus longues, ainsi qu'il a été montré dans le chapitre précédent. Dans ces limites thermiques on n'obtient pas d'arrêt du développement. L'arrêt de développement survient seulement lorsque la température descend au-dessous du seuil.

2° La sécheresse ou l'excès d'humidité du milieu peuvent avoir une influence variable, mais l'action de ces facteurs se confond presque toujours avec l'action du jeûne, car le premier effet des conditions hygrométriques défavorables est de rendre l'alimentation difficile ou impossible.

3° L'action du jeûne détermine des réactions extrêmement diverses chez les larves qui le subissent. La diversité de ces réactions dépend de l'âge de la larve, de la durée du jeûne, de son rythme et des conditions de milieu subies au cours de l'inanition.

On peut considérer que les larves qui subissent une ou plusieurs périodes de jeûne de durées variables, et dans des conditions de milieu diverses, n'entrent jamais en diapause, alors qu'elles se trouvent encore dans le stade qui correspond à la période de croissance.

Au cours du jeûne, les larves perdent de leur poids. Cette perte est en relation avec l'humidité du milieu. Elle est, de plus, en relation avec l'activité du métabolisme, qui dépend elle-même de la température ainsi que de la durée de la période d'inanition. Cette activité, comme cette perte de poids, ont leur maximum au début de la période. Plus celle-ci se prolonge, plus le métabolisme se ralentit et plus la perte de poids diminue.

Des périodes de jeûne de courte durée, et fréquemment répétées au cours de la croissance, peuvent allonger considérablement la durée de ce stade. La valeur du retard dépend de la durée totale des périodes successives d'inanition. Elle dépend également d'une croissance ralentie lors des périodes successives

d'alimentation. La nutrition de la larve est, sans doute, plus difficile après les troubles physiologiques causés par l'inanition répétée.

Une période de jeûne de longue durée peut avoir une action variable selon le stade de la larve et selon les conditions de milieu.

Dans des conditions de milieu défavorables, si le jeûne est subi par de petites larves, celles-ci gardent longtemps la possibilité de se réalimenter. La durée de la période de croissance est, de ce fait, prolongée de la durée correspondante du jeûne. Il en est de même pour des larves prises à des stades divers, et dont le jeûne a lieu en milieu très humide, ou à une basse température.

Si un jeûne de longue durée est subi dans des conditions de milieu très favorables au développement, par des larves au 2^e et 3^e stades larvaires, on observe un raccourcissement de la durée du cycle. Ces larves entrent en effet immédiatement dans la période suivante, c'est-à-dire dans le stade prénymphal.

Si un jeûne de très grande durée est subi dans des conditions de milieu défavorables au développement, par des larves au 2^e et 3^e stades larvaires, on observe encore le passage de ces larves au stade prénymphal. Dans ce cas, cependant, la métamorphose n'a pas lieu. Les larves entrent en diapause, quel que soit leur poids. Cet arrêt ne peut être considéré comme un arrêt de développement affectant la période de croissance. Les larves sont, en fait, dans un état physiologique qui correspond à celui de la période prénymphale. Donc, quel que soit le poids des larves, la recherche des conditions de milieu susceptibles de déterminer cette diapause sera envisagée dans la IV^e partie de ce chapitre, qui comporte l'étude de l'action des facteurs externes sur le développement au cours de la prénymphose.

Toutefois, il faut noter que de très jeunes larves, au stade prénymphal, et en diapause à la suite d'une inanition prolongée en milieu sec par exemple, gardent encore la possibilité de reprendre leur croissance interrompue. En effet, si la diapause de telles larves est rompue, on peut obtenir de très petites pupes, et la métamorphose, dans un milieu approprié, en maintenant l'inanition. Mais, si la diapause est rompue et si on transporte ces larves sur un milieu nutritif, certaines d'entre

elles reprennent leur croissance interrompue malgré la proximité de la nymphose. Dans ce cas particulier seulement, on pourrait peut-être considérer les larves comme affectées de diapause au cours de la croissance.

En dehors de ce cas, il n'est possible de provoquer un arrêt de développement à ce stade de la vie de l'Insecte que par l'action des températures extrêmes.

Les autres conditions défavorables du milieu ralentissent seulement la croissance, mais n'entraînent pas de diapause au cours du stade même. Cependant, toutes les conditions qui entraînent une croissance irrégulière ou ralentie provoquent généralement un arrêt de développement, mais à un stade ultérieur du cycle de l'Insecte.

IV

Recherches pour provoquer la diapause au cours de la période prénymphale.

A une température de 29-30° C., la durée normale de la période prénymphale est de 44 à 48 heures. Cette durée minimum du stade prénymphal, à cette température, ne peut être observée que dans des conditions de milieu particulièrement favorables. Dès la fin de leur croissance, les larves doivent être transportées à l'obscurité, sur du sable ou du coton secs. L'air doit contenir peu de vapeur d'eau (30 à 40 0/0) et être très fréquemment renouvelé. De plus, seules les larves qui ont effectué leur croissance dans des conditions optima se nymphosent dans les temps minima mentionnés plus haut.

Des modifications apportées dans le milieu entraînent des variations correspondantes dans la durée de ce stade. J'envisagerai uniquement, dans ce chapitre, l'influence des facteurs externes sur le cours de la vie prénymphale de larves saines; c'est-à-dire sur celles qui ont effectué leur développement embryonnaire et leur croissance dans les meilleures conditions possibles. L'étude de la vie prénymphale des larves qui ont

effectué leur développement antérieur à ce stade, dans des conditions défavorables, sera envisagée dans la VII^e partie de ce chapitre.

I. — Influence de la température. — On peut envisager l'influence des températures soit au-dessus, soit au-dessous de la zone thermique optimum.

1. — TEMPÉRATURES AU-DESSOUS DE L'OPTIMUM. — La ligne des vitesses de développement établie pour ce stade, p. 40, montre que la période prénymphale peut s'effectuer sans diapause, en un point quelconque de l'échelle des températures compris entre le seuil et l'optimum thermique du développement. Ce fait se réalise, dans la pratique, si les conditions de milieu sont bien combinées. Toutefois, cette combinaison est difficile à établir aux températures voisines du seuil. En effet, entre 15 et 10° C. on observe souvent une durée du stade prénymphal supérieure à la durée théorique. Ce fait est sans relation directe avec la température. C'est généralement le résultat d'un état d'humidité mal établi ; l'eau étant soit en excès, soit en déficit.

Il faut mentionner cependant que, dans certains cas, des températures modérément basses peuvent à elles seules déclencher une diapause. Par exemple, des larves, qui ont effectué leur développement embryonnaire et leur croissance à 30° C., peuvent entrer en diapause à la suite d'un transport brusque à 10-14° C. ; mais il faut que le choc thermique ait lieu dès la fin de la période d'alimentation. Cette diapause peut durer plusieurs mois à une température de 13 à 14°. La nymphose est presque immédiate, lorsque les larves sont ramenées à la chaleur (25 à 30° C.).

2. — TEMPÉRATURES AU-DESSOUS DU SEUIL DE DÉVELOPPEMENT. — L'action des basses températures sur le cours de la période prénymphale est variable. Elle dépend, d'une part, de l'intensité du froid et de sa durée, d'autre part, de l'état physiologique des larves qui y sont exposées.

En effet, pendant le cours de cette période, l'équilibre physiologique des larves se modifie d'une manière continue. De ce

fait, on peut arbitrairement délimiter trois phases au cours du stade prénymphal.

La première de ces phases suit immédiatement la fin de la période d'alimentation. Les larves fuient alors leur nourriture, mais ont encore le tube digestif entièrement rempli d'aliments récemment absorbés et non digérés.

La transparence des téguments permet de suivre la marche progressive de la digestion. Lorsque celle-ci est achevée, les larves sont entièrement blanches. C'est alors qu'on peut les considérer comme étant entrées dans la deuxième phase de leur vie prénymphale. La troisième phase correspond aux heures qui précèdent la métamorphose. Les larves réagissent peu aux excitations. Elles deviennent d'un blanc mat, cireux. Cet aspect est en relation avec le décollement des téguments nymphaux des téguments larvaires.

Exp. 26. — Divers lots sont constitués par des larves prises au cours de la période prénymphale. Chaque lot renferme plusieurs centaines d'individus provenant de pontes différentes écloses à la même heure et élevées à une température de 30° C. Les larves de ces lots sont isolées sur du sable sec et progressivement amenées à + 5° C. L'air du récipient qui renferme les larves est sec. La durée du séjour des larves à 5° est de 15 jours. L'air du récipient est renouvelé tous les 3 à 4 jours.

Dans ces conditions, la reprise de l'activité est générale lors d'une élévation de température. De plus, 60 0/0 environ des larves se nymphosent rapidement, lorsque les lots sont ramenés progressivement à la température initiale de l'élevage (30°). On peut même noter, pour ces larves, une légère accélération du développement. La totalisation des températures effectives subies au cours du stade prénymphal de ces larves montre, en effet, que cette période s'est effectuée en un nombre d'heures-degrés inférieur au chiffre normal (tableau IX). Le reste du lot, environ 40 0/0, se nymphose au bout d'un temps plus long. Les retards individuels de nymphose sont variables et peuvent osciller entre 10 et 100 heures environ. Ces retards ne peuvent correspondre à un état de diapause nettement caractérisé. On a vu que, malgré les conditions d'élevage les mieux combinées et les mieux surveillées, on ne pouvait pas avoir un lot dont

tous les individus se métamorphosent en même temps. Dans la plupart des cas, on observe donc une pupaison échelonnée sur quelques heures, alors que les conditions sont normales. Il n'est alors pas surprenant de retrouver de semblables variations individuelles, amplifiées après un séjour à une température relativement basse.

Les larves peuvent persister pendant plusieurs mois dans les conditions de l'expérience précédente (6 mois et quelquefois plus). La nymphose n'est évidemment jamais observée à cette température au-dessous du seuil.

TABLEAU IX. — *Durée de la période prénymphale.*

Lots	Durée	Tempé- rature	Tempé- rature effective	Heures-degrés aux différentes températures	Totalisation des heures- degrés nécessaires au développement	Constante thermique théorique		
1	40 h.	20°	10°,5	405	966	1040 Heures- degrés		
	45 j.	5°	0°	0				
	40 h.	20°	10°,5	405				
	36 h.	30°,5	21°	756				
2	46 h.	48°	8°,5	436	956		1040 Heures- degrés	
	45 j.	5°	0°	0				
	41 h.	29°,5	20°	820				
3	40 h.	20°	10°,5	405	995			1040 Heures- degrés
	10 j.	5°	0°	0				
	40 h.	45°	5°,5	55				
	49 h.	20°	10°,5	499				
	34 h.	30°	20°,5	635				

EXP. 27. — Divers lots de larves semblables à celles de l'expérience précédente, subissent un séjour de 4 mois à + 5° C. Elles présentent les réactions suivantes lors de leur retour à une température favorable au développement (29-30° C.) :

5 à 10 0/0 des larves meurent soit pendant leur séjour au froid, soit lors de leur passage à une température plus élevée.

Selon les lots, 50 à 70 0/0 des larves survivantes se nymphosent rapidement lorsque la température est favorable. Le reliquat des larves demeure un certain temps au stade prénymphal. La métamorphose de ces dernières s'échelonne sur plusieurs

jours (10 à 15 j.). La diapause de ces dernières larves est déjà plus accentuée que celle des larves de l'expérience précédente. Il est toutefois difficile de tirer une conclusion précise, quant à la principale cause déterminante de cet arrêt temporaire dans l'évolution larvaire. En effet, pendant le séjour de plusieurs mois à 5°, il est difficile d'assurer des conditions de milieu constantes. Comme, en particulier, les moindres variations hygrométriques peuvent avoir une répercussion sur la durée ultérieure du stade prénymphal, il est impossible d'affirmer que la diapause observée dans ce cas soit due à l'influence exclusive d'une basse température.

Si les larves, pendant leur séjour à 5°, se sont trouvées dans des conditions de milieu aussi bien combinées que possible le développement reprend donc pour une grande partie du lot lorsque la température remonte au-dessus du seuil. Le taux des larves qui demeurent en diapause durable est d'autant plus faible, que la température qui détermine la reprise du développement est voisine des températures optima. Il semble que ce fait soit dû, non seulement à l'action favorable d'une température optimum, mais encore à la valeur de l'écart thermique. Celui-ci provoque un choc sur les larves engourdies par le froid. Ce choc déclenche une reprise rapide et presque générale de l'activité normale.

3. — TEMPÉRATURES VOISINES DE 0° C.

A. *Action d'une température de — 2° C. sur des larves prises au cours de la première phase de la vie prénymphale.*

EXP. 28. — Des larves, après avoir été élevées à 30° C. sont prélevées à la fin de leur période d'alimentation et amenées directement à — 2° C. L'engourdissement des larves est très rapide. Elles s'immobilisent pour la plupart en extension, c'est-à-dire, dans une attitude comparable à celle qui est prise au moment de la mort. Si la durée du séjour est courte (2 heures), certaines de ces larves, 75 0/0 environ, peuvent reprendre leur activité lors du retour à la température initiale de l'élevage, les autres meurent au cours de leur exposition au froid.

Les larves qui reprennent leur activité après avoir subi l'action de cette température basse, dès le début de la première

phase de la vie prénymphale, ne poursuivent une évolution normale que d'une manière exceptionnelle. On observe en effet les phénomènes suivants.

Après avoir repris leur activité, quelques larves meurent sans pouvoir digérer les aliments contenus dans leur tube digestif.

Chez les larves qui résistent à ces variations thermiques, le temps nécessaire pour achever la digestion des derniers aliments ingérés se trouve considérablement prolongé. Cette phase de la vie larvaire, qui dure normalement 10 heures environ à 30° C., peut atteindre plusieurs jours.

Chez les individus les plus précoces, la digestion se termine en 48 heures environ ; la durée de la fin de la période prénymphale se rapproche alors de celle des témoins. Dans ce cas, les larves se nymphosent, la période prénymphale n'est donc que légèrement allongée. Le retard du développement correspond uniquement à la prolongation de la phase de digestion. Parmi les larves qui reprennent leur activité, celles qui présentent les réactions précédentes sont peu nombreuses, 5 à 15 0/0, selon les lots.

Les autres larves digèrent encore plus lentement, et n'arrivent souvent pas à évacuer les résidus de leur digestion, qui restent accumulés pendant longtemps (1 à 2 semaines) dans la partie terminale de leur tube digestif. Ces larves, même alors qu'elles ont pris l'aspect caractéristique de la deuxième phase de la vie prénymphale, demeurent dans cet état pendant un temps variable sans se nymphoser. Elles doivent être considérées comme étant en diapause : diapause durable, car, malgré une température de 30° C., et malgré des conditions d'humidité et d'aération qui sont optima pour des larves normales, l'état larvaire persiste. La durée de la diapause est différente selon les individus, elle ne dépasse généralement pas 12 à 15 jours dans ces conditions thermiques ; elle se termine par la nymphose.

Donc, des larves, au début de leur période prénymphale, ont des réactions diverses, à la suite d'une exposition de quelques heures à un froid voisin de 0° C. Les unes meurent, les autres

présentent un retard de développement, une diapause de durée variable lors de leur retour aux conditions optima.

EXP. 29. — Deux heures environ avant la fin de la période d'alimentation, des larves sont maintenues dans leur milieu nutritif, mais progressivement amenées à -2° C. La chute thermique est effectuée, de 5° en 5° , avec un séjour d'une heure à chaque température. On a ainsi à -2° des larves qui sont à la même phase de leur évolution que celles de l'expérience précédente. Ces larves sont isolées sur du sable et maintenues pendant 2 heures au froid.

Les résultats obtenus sont voisins de ceux de l'expérience 28. Toutefois, la mortalité est moindre et les perturbations apportées au cours ultérieur de la période prénymphale sont moins importantes. Le taux des larves qui, en milieu optimum, se nymphosent avec un faible retard est plus élevé. Le taux de celles qui ont une diapause de plus grande durée est plus faible.

Une chute thermique graduelle détermine donc moins de retard dans la marche du cycle, qu'une chute thermique brusque.

EXP. 30. — Des larves sont amenées à -2° C. dans les mêmes conditions que dans l'expérience précédente. La durée de l'exposition au froid est portée à 12 heures.

Lorsque les larves sont ramenées dans les conditions optima à 30° C., on observe les faits suivants :

Une grande partie des larves (50 à 55 0/0) meurt, soit pendant le séjour à -2° , soit après le retour à 30° .

Sur 500 larves, 10 à 12 seulement se nymphosent dans des temps relativement proches du temps normal.

Le reste des larves demeure en diapause pendant un temps variable, 2 à 3 semaines. A une température de 20° à 25° C., la durée de cette diapause est encore plus longue.

Si des larves en fin d'alimentation sont amenées graduellement à -2° C., elles ne résistent pas à un séjour de 24 heures à cette température, elles meurent toutes au cours de l'expérience.

B. *Action d'une température voisine de 0° C. sur des larves prises au cours de la deuxième phase de la vie prénymphe, c'est-à-dire après la digestion des derniers aliments ingérés.*

Exp. 31. — Après 10 heures de vie prénymphe à 30° C., les larves sont amenées brusquement à —2° C. et laissées 5 heures à cette température.

Dès qu'elles sont saisies par le froid, les larves se contractent. Dans des lots de 200 larves, 10 à 15 0/0 seulement des individus demeurent en extension, comme ceux qui subissent cette basse température à la fin de leur période d'alimentation ; 80 à 90 0/0 de ces larves, lorsqu'elles sont ramenées brusquement à 30°, reprennent très vite leur activité. La nymphe survient rapidement pour la presque totalité du lot. Si on totalise les temps passés à 30° avant l'expérience et les temps passés à cette même température après l'expérience, on remarque que les premières pupes apparaissent après une durée de vie prénymphe légèrement plus courte que la durée normale de la période. Mais, cette avance de la métamorphose est si peu importante (1 ou 2 heures sur les 46, 48 heures, que dure normalement ce stade) qu'il est difficile de conclure, dans ce cas, à une accélération de développement causée par le froid.

Les larves qui ne se nymphosent pas rapidement lors du retour à la chaleur (10 à 20 0/0 selon les lots) persistent à l'état larvaire, en diapause durable. Malgré des conditions extérieures favorables, cette diapause peut durer un certain temps, variable selon les individus (3 à 15 jours).

Dans ce cas, la mortalité est très réduite. Dans certains lots elle est nulle, dans d'autres elle peut atteindre 5 0/0 au maximum.

Exp. 32. — Les larves, au même stade que celles de l'expérience précédente, sont progressivement amenées de la température de 30° C. à celle de —2° C. Le temps d'exposition au froid est également de 5 heures.

Dans ce cas, la mortalité est généralement nulle. La majorité des larves, 95 0/0 environ, se nymphose lors du retour à la chaleur. Le nombre des larves qui demeurent en diapause est donc moindre et la durée de celle-ci est très réduite, 3 à 5 jours au maximum ; elle se termine par la nymphose.

EXP. 33. — Si on maintient les mêmes conditions expérimentales, mais si on prolonge à 24 heures la durée du séjour à -2° , on n'observe également pas de modifications sensibles dans l'évolution ultérieure des larves. Le taux des larves qui présentent un retard dans la nymphose est très faible, 0 à 5 0/0, la valeur du retard est peu importante, 6 jours au maximum.

C. *Action d'une température voisine du seuil de développement et d'une température voisine de 0° sur des larves prêtes à la nymphose.*

De nombreuses expériences ont été faites sur des larves à la fin de leur période prénymphale. Certaines de ces expériences ont été établies à des températures différentes, comprises entre $+6^{\circ}$ C. et -2° C. Pour certaines expériences, la durée du séjour des larves à ces températures était relativement brève, 2 à 5 heures, selon les cas. Pour d'autres expériences, la durée du séjour a été plus longue, 10 ou 15 jours.

Pour toutes ces expériences, les résultats sont comparables. Lors du transport à la température initiale de l'élevage, 30° C., on observe la nymphose presque immédiate d'une partie des larves (0 à 25 0/0 selon les cas).

Le reste des larves se pupifie dans un délai relativement court, quelques heures au maximum.

On n'observe donc pas de diapause persistante occasionnée par la température, lorsque le froid agit sur des larves prises à cette phase de leur période prénymphale. Toutefois, pour obtenir ces résultats, il est indispensable de maintenir les larves dans un milieu aéré et relativement sec, lors de leur exposition au froid.

4. — TEMPÉRATURES TRÈS BASSES — 10 à -12° C.

A. *Action d'une température très basse sur des larves prises en fin de croissance.*

Des larves, prises immédiatement à la fin de leur période de croissance et soumises à $-10-12^{\circ}$ C., sont tuées, après quelques minutes de séjour dans ces conditions thermiques. On ne peut donc étudier l'action de ces températures basses que sur des larves moins sensibles au froid, c'est-à-dire sur celles qui se trouvent dans la deuxième phase de la vie prénymphale.

B. *Action d'une température de -10° C. sur les larves au cours de leur deuxième phase de vie prénymphe.*

Exp. 34. — Après 12 heures de vie prénymphe à 30° C., des larves sont amenées brusquement à -10° C. et laissées à cette température pendant une heure. Lorsqu'on les ramène brusquement à 30° , ces larves reprennent leur activité d'une manière inégale. Sur des lots de 200 larves environ, 30 à 60 0/0 des individus (suivant les lots) se nymphosent dans un temps à peu près normal. Parmi les individus qui présentent un retard dans leur nymphose, on peut observer des réactions variables :

Quelques larves reprennent lentement leur activité. Elles ont un comportement anormal, réagissent peu ou pas aux excitants habituels (lumière, chocs, piqures). Si ces larves se nymphosent, elles donnent des pupes anormales. Souvent, la mort survient, sans que la métamorphose ait pu s'amorcer.

D'autres larves ont un comportement d'apparence normale, mais leur métamorphose est retardée, d'une manière inégale selon les individus. Le retard observé est sensible, mais ne dépasse pas quelques jours (deux ou trois au maximum). Il est toutefois suffisant pour que l'on puisse admettre que ces larves sont en état de diapause, dans des conditions de milieu, qui sont habituellement favorables à l'évolution des larves normales.

Exp. 35. — Les conditions expérimentales sont les mêmes que précédemment ; seule, la durée du séjour à -10° C. est portée à 24 heures. Dans ce cas, la mortalité atteint un taux très élevé (80 à 90 0/0). Ramenées à 30° C., les quelques larves qui ont résisté au froid se nymphosent avec un retard variable qui ne dépasse cependant pas 2 à 3 jours. Parmi les pupes qui se forment, quelques-unes sont anormales et meurent avant la fin de la métamorphose.

Exp. 36. — Une température inférieure à -12° peut ne pas entraîner la mort. Seules, les larves qui ont vécu dans un milieu très déshydraté arrivent parfois à subsister à ces températures extrêmes, si elles y sont amenées insensiblement, et si la durée du séjour au froid ne dépasse pas quelques heures. Lors d'un retour progressif et lent à la chaleur, certaines de ces larves reprennent immédiatement leur développement, d'autres

au contraire demeurent en diapause ⁽¹⁾ avant de se nymphoser, d'autres enfin meurent, soit pendant leur exposition au froid, soit une fois ramenées à une température favorable. Les taux respectifs des larves qui présentent ces diverses réactions sont très variables selon les lots, et en relation avec l'état physiologique des larves au moment de leur mise en expérience.

En résumé, l'action des températures, entre 0 et — 10° C., peut être variable. Cette action dépend du degré précis de température et de la durée de l'exposition au froid. A un même degré de température, et pour une même durée d'exposition, l'action du froid est en étroite relation avec l'état physiologique des larves qui le subissent. En tenant compte de ces faits, on doit admettre que le froid occasionne des perturbations diverses dans la marche ultérieure du cycle.

Les larves succombent, parfois, pendant leur séjour à une basse température, ou après leur retour dans le milieu optimum.

D'autres fois, à certains stades de la vie prénymphale, les larves demeurent en diapause pendant toute la durée de leur exposition à une température au-dessous du seuil de développement.

Enfin, après l'action du froid les larves peuvent ne pas reprendre leur développement et persister en diapause pendant un temps variable, malgré leur retour dans un milieu qui est optimum pour des larves normales.

Une diapause qui persiste dans un milieu optimum est parfois obtenue, à la suite d'un choc thermique brusque, dans une période immédiatement consécutive à la fin de la croissance, si les larves subissent une température comprise entre le seuil de développement et 0° C.

Il est nécessaire de mentionner d'une manière toute particulière, que les résultats précédents ne sont obtenus qu'avec des larves élevées dans des conditions optima et qui effectuent leur séjour au froid, dans des conditions de milieu en relations appropriées avec la température basse, dont on étudie l'influence. De cette manière, la diapause obtenue ne peut être

(¹) Dans ce cas la diapause ne peut être exclusivement liée à l'action du froid. Elle est surtout en relation avec l'état de déshydratation des larves.

attribuée qu'au facteur thermique à l'exclusion de tout autre. De plus, pour exclure la possibilité d'attribuer la diapause à des facteurs physiologiques spéciaux, les larves mises en expérience ont toujours été comparées à des larves témoins laissées dans les conditions optima et qui se sont nymphosées dans les délais normaux.

5. — TEMPÉRATURES AU-DESSUS DE L'OPTIMUM. — On a vu, p. 38, que l'accélération du développement due à l'augmentation de la température cessait d'être régulière dans la partie de l'échelle thermique qui correspond aux températures comprises entre l'optimum et la limite vitale supérieure. Non seulement l'accélération du développement cesse d'être régulière à certaines températures, voisines des températures mortelles, mais encore, le développement peut être suspendu. J'ai cherché à mettre en évidence d'une manière précise l'action de telles températures sur les larves qui y sont soumises temporairement, ou d'une manière durable.

Exp. 37. — Des larves élevées à 30° C. sont prélevées immédiatement à la fin de leur période d'alimentation et transportées à 38° C., dans un milieu humide (80 0/0 environ de vapeur d'eau). Le séjour à cette température dure une heure.

Dès leur transfert à 38°, les larves manifestent brusquement une activité intense. Elles parcourent en tous sens le récipient qui les renferme. De plus, elles émettent immédiatement une très grande quantité de salive qui les entoure rapidement d'une sorte de mousse spongieuse et visqueuse. Cette activité se maintient pendant toute la durée de l'expérience. Malgré ces perturbations temporaires apportées dans le milieu, les larves, une fois ramenées à la température initiale, se nymphosent dans des temps proches du temps normal.

Exp. 38. — En prenant des larves au même stade de développement, et en les soumettant aux mêmes conditions de milieu, que dans l'expérience précédente, mais en portant à 12 heures la durée du séjour à 38° C. on observe les faits suivants :

Les larves continuent de se déplacer activement dans le récipient d'élevage pendant plusieurs heures (5 à 6), la salivation

cesse, la digestion des derniers aliments ingérés s'effectue. Progressivement, l'activité des larves diminue et une sorte de torpeur s'installe, qui s'accroît progressivement au cours de l'expérience. Ces larves, ramenées à la température initiale (30°) et dans des conditions d'humidité optimale, ne se nymphosent pas toutes dans un délai normal. Selon les lots, 50 à 60 0/0 des larves présentent une nymphose légèrement retardée. Le reste des lots, au contraire, présente un retard plus accentué de la métamorphose, 3 à 5 jours.

Dans ces conditions thermiques, on a donc déterminé une diapause qui persiste dans un milieu favorable. Toutefois cette diapause est de courte durée.

Exp. 39. — Si on maintient des larves prises au même stade, dans les mêmes conditions de milieu que précédemment, et si on prolonge la durée du séjour à 38° C., à 6 jours, on détermine une diapause presque générale chez les larves. Font exception 15 à 20 0/0 des larves, qui meurent et quelques individus, bien moins nombreux, qui se nymphosent (1 à 2 0/0).

La torpeur due à la chaleur dure tant que les mêmes conditions de milieu persistent. Ramenées à la température initiale, les larves restent en diapause pendant plusieurs jours avant de se nymphoser, 5 à 10 jours environ. La pupaison de ces larves s'échelonne sur plusieurs jours.

Donc, des larves qui ont effectué leur développement embryonnaire et leur croissance à 30° C. demeurent en diapause à une température de 38° C. Cette diapause persiste un certain temps, lorsque les larves sont ramenées dans les conditions thermiques initiales. Elle se termine par la nymphose.

Exp. 40. — Des larves, élevées à 30° C., sont maintenues, dès la fin de leur croissance, pendant 4 jours à une température de 40-41° C., dans un milieu humide. Une grande partie des larves meurt au cours de l'expérience (60 à 70 0/0 selon les lots). Ramenées à la température initiale, les larves survivantes se nymphosent avec un retard de plusieurs jours. Les pupes for-

mées sont souvent anormales, une grande partie d'entre elles n'achèvent pas leur métamorphose.

Exp. 41. — Des larves élevées à 38° C. sont exposées pendant 3 jours à 40° C., dès la fin de leur croissance. Comme dans l'expérience précédente, une partie des larves meurt au cours du séjour à 40°. Toutefois, dans ce cas, la mortalité est moins accentuée (10 à 25 0/0 selon les lots). Au bout du troisième jour, on observe la formation de quelques pupes, 2 à 3 0/0 environ, mais la plus grande partie des individus demeure en diapause pendant toute la durée du séjour à 40°.

Ramenées à 35° C., ces larves persistent en diapause pendant quelques jours, avant de se nymphoser. La durée de cette diapause est variable d'une larve à l'autre.

Exp. 42. — En fin de croissance, des larves élevées à 30 C°. sont placées brusquement à 45° C. pendant 30 minutes, et dans un milieu humide.

Ces larves ramenées à 30°, ne se nymphosent pas dans les délais habituels. Elles demeurent en diapause pendant une semaine ou deux. Ici encore, la durée de la diapause dans les conditions de milieu optima est variable selon les individus.

Si le séjour à 45° C. est prolongé au delà de 30 m. les larves meurent, quelles que soient les conditions d'humidité et d'aération du milieu.

En résumé, les hautes températures peuvent déterminer chez les larves des réactions différentes :

Les hautes températures persistantes sont très souvent mortelles, en dépit de conditions externes (aération et humidité) favorables.

Les températures élevées défavorables (6 à 8° au-dessus de l'optimum) amènent des perturbations dans la marche du développement. Pour un même degré de température, ces perturbations sont variables. Leur importance dépend de la valeur de l'écart thermique entre la température initiale de l'élevage et celle de l'expérience.

La nymphose est rarement possible à une température voi-

sine de 40° C., mais, cependant, elle peut exceptionnellement se produire.

Au stade prénymphal, les larves, à une température voisine de 40°, restent généralement en diapause pendant tout le temps de l'exposition à la chaleur. L'arrêt de développement ainsi obtenu peut dans une certaine mesure être comparé à celui qui est réalisé par une température au-dessous du seuil du développement. Mais dans ces deux cas, l'état physiologique des larves en diapause est différent, il se traduit, en particulier, par une plus grande résistance au froid qu'à la chaleur. De ce fait, on peut conserver des larves en diapause pendant un temps beaucoup plus long à une température voisine du seuil, qu'à une température au-dessus de l'optimum thermique.

Dans certaines conditions, et pour certains individus, la diapause déterminée par un séjour à la chaleur persiste lors du retour des larves dans des conditions de milieu optima. La durée de cette diapause dépend du degré de chaleur subi et de la durée du séjour à la température défavorable. Dans ces conditions, l'issue de la diapause est toujours la mort, si on ne détermine aucune modification dans le milieu.

Toutes les expériences précédentes ont été faites sur des larves saines et, seul, le facteur thermique a été mis en jeu, à l'exclusion de tous les autres.

Les expériences suivantes envisagent au contraire l'action exclusive de l'humidité, la température et les autres facteurs du milieu demeurant constants.

II. — Influence de l'état hygrométrique.

1. — ACTION D'UNE ATMOSPHÈRE DESSÉCHÉE SUR DES LARVES EN FIN D'ALIMENTATION. — Des larves, élevées à une température de 29-30° C., sont prélevées immédiatement à la fin de leur période d'alimentation et isolées, à la même température, dans un grand récipient. Le renouvellement de l'air est assuré, afin d'éviter l'accumulation de gaz carbonique provenant de la respiration des larves. Pour certains lots, l'air est desséché par de l'acide sulfurique, pour d'autres lots, par un sel déliquescent (quel que soit le mode de dessiccation, les résultats expérimentaux sont les mêmes). Les larves sont maintenues dans ces conditions pendant des durées variables.

Exp. 43. — Des larves sont isolées pendant 3 jours, à 29-30° C., dans un air desséché. La digestion des derniers aliments absorbés est beaucoup plus lente que dans les conditions hygrométriques normales (35 à 40 0/0 de vapeur d'eau). De plus elle s'effectue en général d'une manière incomplète : 30 à 35 0/0 des larves se nymphosent dans un temps proche du temps normal, 10 0/0 environ se nymphosent avec un retard de 10 à 12 heures. Le reste des larves se trouve encore au stade larvaire au bout de 3 jours quand l'expérience prend fin.

Exp. 44. — La durée du séjour en un milieu sec comparable au précédent, au lieu d'être de 3 jours, est portée à 15 jours. Après les 3 premiers jours d'exposition à la sécheresse, 30 à 35 0/0 environ des larves se sont nymphosées, comme dans l'expérience précédente. Le reste du lot demeure en diapause malgré la température favorable. Au lieu de se nymphoser, les larves meurent peu à peu. A la fin de leur séjour en milieu sec, seules persistent 10 à 12 0/0 des larves initiales.

Si le séjour en milieu sec est prolongé au delà de 15 jours, on note que les dernières larves mises, en diapause par la sécheresse, meurent rapidement, elles aussi, sans s'être nymphosées.

On observe donc une diapause déterminée par le séjour en milieu sec. Dans des conditions de sécheresse persistante, cette diapause ne se termine que par la mort.

Des larves, en diapause à la suite de l'action plus ou moins prolongée de la sécheresse, ramenées dans les conditions optima pour des larves normales, ont une évolution qui est en relation directe avec la durée de leur séjour en milieu sec, ainsi que le montrent les expériences suivantes :

Exp. 45. — Après 3 jours de diapause en milieu desséché à 30° C., des lots de larves (de 100 à 200 individus) sont ramenés dans un milieu d'une humidité optimum, à cette même température.

Dans ce nouveau milieu, 20 à 25 0/0 des larves se nymphosent après 48 heures de séjour, 10 à 25 0/0 se nymphosent dans un délai de 5 à 6 jours, le reste des larves demeure en diapause jusqu'à la mort, malgré le séjour en milieu normal.

EXP. 46. — Des larves sont prélevées après 10 et 15 jours de diapause en milieu desséché. Leur torpeur est alors très accusée, elles réagissent à peine aux excitants.

Ces larves sont amenées dans des conditions de milieu optima. Sur des lots de 100 larves, 3 à 5 0/0 au maximum se nymphosent dans un délai de 4 à 6 jours. Le reste des larves demeure en diapause jusqu'à la mort.

En conclusion, une absence totale d'humidité subie par des larves à la fin de leur période d'alimentation entraîne la diapause chez un grand nombre d'individus.

Les larves en diapause persistent à cet état tant que dure la sécheresse.

Le maintien des mêmes conditions de milieu entraîne inévitablement la mort au bout d'un temps variable.

Les larves en diapause, reportées dans les conditions normales optima, se nymphosent en partie, si le séjour en atmosphère sèche a été de courte durée. Elles demeurent en diapause jusqu'à la mort, si le séjour en atmosphère sèche s'est prolongé jusqu'à une période voisine de la limite de résistance à la sécheresse.

2. — ACTION D'UNE ATMOSPHÈRE DESSÉCHÉE SUR DES LARVES QUI ONT DÉJÀ EFFECTUÉ UNE PARTIE DE LEUR STADE PRÉNYMPHAL DANS LES CONDITIONS OPTIMA. — Lorsque les larves subissent la sécheresse à cette période de leur développement, elles peuvent également entrer en diapause, mais le taux de ces larves dépasse rarement 30 0/0. Les larves, à ce stade, sont moins sensibles à la sécheresse que celles qui achèvent leur croissance. Une fois en diapause, elles ont les mêmes réactions aux diverses conditions de milieu que celles qui sont entrées en diapause par la sécheresse à la fin de leur période d'alimentation.

3. — ACTION D'UNE ATMOSPHÈRE SATURÉE DE VAPEUR D'EAU SUR DES LARVES PRISES A LA FIN DE LEUR PÉRIODE D'ALIMENTATION.

EXP. 47. — Des larves sont placées, à la fin de leur période d'alimentation, dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau. Cet état de saturation est maintenu pendant toute la durée de l'expérience. La température (29-30° C.) est celle de l'éle-

vage initial. Les larves sont maintenues dans ces conditions de milieu pendant 6 jours : elles demeurent toutes en diapause.

Si on prolonge l'expérience à 12 jours, on obtient 1 ou 2 pupes dans des lots de 100 larves. Toutes les autres larves demeurent en diapause malgré la durée du séjour. Dans ces conditions hygrométriques, la diapause persiste jusqu'à la mort.

Reportées dans les conditions normales, ces larves en diapause se nymphosent toutes, mais avec un certain retard. Celui-ci varie selon les individus, mais ne dépasse pas 8 à 10 jours, c'est-à-dire 3 à 4 fois le temps habituel nécessaire pour obtenir la nymphose des larves saines.

4. — ACTION D'UNE ATMOSPHÈRE SATURÉE DE VAPEUR D'EAU SUR DES LARVES PRISES AU COURS DE LEUR PÉRIODE PRÉNYMPHALE. — A ce stade, les larves ne résistent pas mieux que les précédentes à un excès d'humidité. La nymphose est empêchée. Les larves vivent en diapause jusqu'à leur mort si le milieu demeure saturé de vapeur d'eau.

Ramenées dans un milieu favorable ces larves en diapause ne se nymphosent pas immédiatement. Le retard de leur métamorphose est variable selon les individus, mais il est généralement de courte durée (de 1 à 3 jours environ).

Donc, l'excès d'humidité au cours de la période prénympale détermine un état de diapause chez les larves. Cette diapause persiste tant que durent les mêmes conditions de milieu. Elle cède rapidement lorsque les larves sont ramenées dans une atmosphère normalement hydratée.

III. — Influence des milieux asphyxiques.

Exp. 48. — Des larves, élevées à 29°-30° C., sont isolées à la fin de leur période de croissance dans un récipient contenant du gaz carbonique. La durée du séjour dans ce milieu est de 2 jours.

Pendant toute la durée de l'expérience les larves demeurent au stade larvaire, en diapause. Vers la fin de leur séjour quelques larves meurent (10 0/0 environ).

Les larves survivantes sont ramenées dans un milieu optimum. Elles restent en diapause pendant un temps plus ou

moins long. Quelques larves se nymphosent dès leur premier jour de vie en milieu favorable. Les dernières nymphoses, au contraire, surviennent seulement après une diapause de 10 à 12 jours.

On obtient des résultats analogues en introduisant un peu d'ammoniaque dans les récipients qui contiennent les larves.

Ces deux milieux asphyxiques, agissant pendant un temps relativement bref sur des larves, au cours de la période prénymphale, déclenchent donc une diapause qui peut persister pendant un temps variable, lors du retour des larves dans des conditions favorables.

Evidemment, un séjour prolongé dans ces milieux asphyxiques ou toxiques entraîne fatalement la mort. La détermination de la résistance de *L. sericata* à ces milieux n'a pas été faite, la question n'étant pas directement en relation avec la diapause.

IV. — Influence des compressions subies par les larves.

Exp. 49. — Des larves prises immédiatement à la fin de leur croissance, à 29-30° C., sont maintenues à la même température et isolées entre des lames de verre sur lesquelles on exerce une pression.

Ces larves digèrent très lentement les derniers aliments ingérés. Elles ne se nymphosent pas et meurent au bout de quelques jours (4 à 5). Si on les libère et les replace en milieu favorable, alors qu'elles ont vécu dans ces conditions pendant deux jours seulement, elles demeurent en diapause 10 à 12 jours, puis, se nymphosent.

Exp. 50. — Soumises aux mêmes conditions de compression, des larves qui ont déjà effectué leur digestion, et qui se trouvent, par conséquent, dans la deuxième phase de leur période prénymphale, entrent en diapause comme les larves précédentes. Comme les précédentes, elles demeurent en diapause tant que la compression persiste, seulement, la résistance à ces conditions anormales est plus longue, de 4 à 5 jours elle atteint 10 à 15 jours et quelques fois plus. Si les larves sont libérées et replacées en milieu optimum, alors qu'elles ont vécu quelques jours dans ces conditions défavorables, elles se nym-

phosent un ou deux jours après la cessation de l'action mécanique et de l'asphyxie qui accompagne la compression.

On peut obtenir les mêmes résultats, si on laisse les larves s'introduire d'elles-mêmes dans des tubes étroits de calibre progressivement décroissant. En faisant agir la lumière, on peut en effet provoquer l'entrée spontanée des larves dans le tube. Celles-ci s'enfoncent peu à peu et ne s'arrêtent que lorsque le diamètre du tube est tel que leurs mouvements sont complètement entravés. Dans ces conditions encore, les larves entrent en diapause. Celle-ci persiste aussi longtemps que les larves demeurent enfermées dans le tube. A 29-30° C. la mort survient après 20 à 30 jours de diapause.

Exp. 51. — Des larves sont prélevées quand elles commencent leur mue nymphale, alors que la partie postérieure du corps a déjà perdu sa motilité ; dans cet état, la pupaison est imminente, elle survient en général au bout de 15 à 30 minutes. Si à ce moment on maintient les larves entre deux lames de verre, en exerçant sur elles une pression, on remarque que la métamorphose commencée est arrêtée pendant un certain temps.

Si les larves sont extrêmement près de leur pupaison, il est possible de reculer ainsi d'une heure ou deux la formation de la puce, en maintenant la compression. Les pupes formées dans ces conditions sont allongées et aplaties. Certaines d'entre elles ont à peine 1,5 millimètre d'épaisseur. Libérées et placées dans des conditions favorables, ces pupes gardent leur forme pendant toute la durée de la métamorphose et donnent cependant des Mouches normales.

Si les larves sont approximativement à 30 minutes de la pupaison, la pression arrête la métamorphose, malgré son imminence. Les larves demeurent en diapause tant que la pression est maintenue et meurent après 2, 3 ou 4 jours de vie dans ces conditions. Si les larves sont libérées après 24 ou 48 heures de compression, elles se nymphosent rapidement et donnent des pupes normales.

Les compressions déterminent donc une prolongation du stade larvaire. La durée de la diapause obtenue dans ces con-

ditions dépend de l'intensité de la pression, de sa durée, et du stade de la larve.

Cette diapause peut persister lorsque les larves sont ramenées dans des conditions favorables, si la pression a été subie alors que les larves achevaient leur croissance.

Il est certain que de semblables pressions agissent sur les larves d'une manière complexe. Elles doivent surtout agir par l'asphyxie qu'elles déterminent. Les animaux comprimés ont, en effet, les mouvements respiratoires en grande partie inhibés.

V. — Influence du surnombre.

Exp. 52. — Dès le début de la période prénymphale, 1.000 larves sont maintenues dans des conditions d'humidité optimale, à une température de 29-30° C. Elles sont isolées dans un récipient où l'espace est trop réduit pour leur nombre. La durée de l'expérience est de 10 jours.

Après 50 à 55 heures de séjour dans ces conditions, on observe la formation de quelques pupes (12 0/0). La plus grande partie des larves entre en diapause. Celle-ci persiste pendant toute la durée de l'expérience (exception faite de 2 à 3 0/0 de ces larves en diapause, qui se nymphosent durant leur séjour en milieu confiné). Après 10 jours, ces larves, ramenées dans des conditions normales, demeurent en diapause un certain temps. Les premières pupes obtenues n'ont qu'un faible retard (quelques heures). Les dernières au contraire sont obtenues après 6 à 7 jours de diapause dans le milieu favorable.

Chaque facteur du milieu pris isolément a donc une action déterminée sur le cours du développement. Cette action peut se manifester par la production d'une diapause au stade larvaire. Dans les conditions naturelles il est infiniment rare, même impossible, qu'un facteur défavorable entre seul en jeu. Quand la diapause a lieu, elle est donc généralement occasionnée par les actions interférentes de plusieurs facteurs. Il est donc rationnel de chercher à provoquer la diapause chez des larves saines, en réalisant des conditions expérimentales qui mettent en action simultanément ou successivement plusieurs facteurs externes défavorables.

Comme on connaît, d'une part, la marche du développement dans des conditions de milieu optima, d'autre part, l'influence isolée de chaque facteur du milieu sur des larves prises à diverses phases de leur stade prénymphal, il est facile d'interpréter les résultats obtenus dans un milieu défavorable complexe. Les expériences qui suivent mettent en évidence le rôle de facteurs défavorables associés dans le déterminisme de la diapause.

VI. — Influence de la température et de l'humidité. — Toutes les expériences qui suivent ont été faites sur des larves saines, dont toute l'évolution s'est effectuée, soit à 25°, soit à 29° C., dans des conditions d'humidité et d'aération favorables.

1. — ACTION DES TEMPÉRATURES COMPRISES ENTRE LE SEUIL DE DÉVELOPPEMENT ET L'OPTIMUM THERMIQUE, ASSOCIÉES A DES CONDITIONS HYGROMÉTRIQUES DIFFÉRENTES.

A. *Température modérément basse et milieu sec.*

Exp. 53. — Des larves élevées à 29° C., au début de leur période prénymphale, sont transportées, pour une durée de trois jours, à 15° C., dans un milieu desséché. Dans tous les lots, la mortalité est nulle.

Ramenées dans les conditions optima, ces larves demeurent en partie en diapause. Environ 60 0/0 d'entre elles se nymphosent avec des retards variables, mais peu importants (1 à 2 jours). 30 0/0 environ se nymphosent au cours de la première semaine. 10 0/0 environ demeurent en diapause dans ces conditions optima et meurent sans se nymphoser.

Exp. 54. — Mêmes conditions expérimentales, sauf que la durée du séjour est portée de 3 à 15 jours.

Dans ces conditions, la mortalité est encore très faible. Dans certains lots elle est nulle, dans d'autres elle atteint au maximum 10 0/0.

Ces larves ramenées à 29° C. dans les conditions qui sont optima pour des larves normales demeurent à peu près toutes en diapause. Cette diapause dure deux semaines environ, au bout de ce temps, les larves meurent progressivement sans se nymphoser, à moins que les conditions d'humidité soient

au-dessus de l'optimum normal. Ce point sera envisagé lors de l'étude de la rupture de la diapause.

EXP. 55. — Mêmes conditions expérimentales que précédemment; seule, la durée du séjour est portée à 30 jours. Malgré la température relativement basse, l'atmosphère desséchée entraîne une mortalité assez importante. Si les larves survivantes sont ramenées à 29° C. dans des conditions d'humidité nécessaires au développement normal, elles demeurent toutes en diapause et meurent très rapidement si les conditions hygrométriques demeurent constantes.

Les résultats donnent des indications de même sens, si on modifie les expériences précédentes en exposant les larves à la sécheresse, mais à des températures au-dessus ou au-dessous de celle qui a été envisagée plus haut (18° C. et 12° C., au lieu de 15). Seuls changent les taux respectifs des larves qui persistent en diapause, meurent ou se nymphosent.

Pour des temps d'exposition égaux, la mortalité est moindre à 12° qu'à 18°. Le nombre des larves qui restent en diapause lors du retour aux conditions optima est plus élevé à la suite d'un séjour en milieu sec à 18 qu'à 12°.

Alors que dans des conditions appropriées, on peut obtenir un développement régulier à toutes les températures comprises entre le seuil de développement et l'optimum (p. 37), on voit cependant s'installer la diapause chez l'Insecte pendant son séjour à ces températures, si le milieu est sec. Cette diapause persiste ensuite dans un milieu qui est optimum pour les Insectes normaux. Le nombre des individus qui se nymphosent dans le milieu optimum est d'autant plus faible que le séjour au froid sec a été de plus grande durée.

Un séjour supérieur à un mois, dans un milieu sec, à une température modérément basse, détermine une forte mortalité. Les Insectes qui survivent ne résistent généralement pas au transport brusque dans les conditions optima.

B. Température modérément basse et milieu humide.

EXP. 56. — Des larves en fin de croissance sont isolées à 15° C.

dans un milieu saturé de vapeur d'eau. La durée du séjour dans ce milieu est de 10 heures.

Au cours de l'expérience, la mortalité est très faible 1 à 2 0/0. Elle est souvent nulle. Une fois ramenées dans le milieu originel ces larves se nymphosent. Le retard observé dans la pupaison est de faible amplitude; 24 à 48 heures environ.

Exp. 57. — Des larves prises au même stade sont mises dans les mêmes conditions expérimentales, mais la durée du séjour est portée à 48 heures.

Dans ce cas, le taux de la mortalité est plus élevé que dans l'expérience précédente; 15 à 20 0/0 selon les lots. Lors du retour aux conditions optima, le retard de la nymphose est légèrement accentué; au lieu de 48 heures, il atteint 3 à 4 jours.

Exp. 58. — Mêmes conditions expérimentales, même état des larves, mais durée du séjour à 15° C. et en milieu humide portée à 20 jours.

Les larves entrent en diapause, mais 40 à 50 0/0 d'entre elles meurent au cours de l'expérience.

Les survivantes, ramenées à 29° C., demeurent en diapause pendant un temps variable. Certaines d'entre elles, 5 à 10 0/0, meurent après quelques heures de séjour en milieu favorable. Les autres se nymphosent après une période de diapause qui n'excède pas 8 à 10 jours.

Des résultats de même ordre sont obtenus en milieu saturé d'eau, si on modifie les expériences en exposant les larves à des températures de 12° et de 18° C.

Pour des séjours de longue durée, la mortalité est généralement moindre à 12° qu'à 18° C. Par contre, le taux des larves qui demeurent en diapause est habituellement plus grand après un séjour prolongé à 12° en milieu humide qu'après un séjour de même durée à 18°.

On peut donc provoquer une diapause en faisant subir aux larves une température inférieure à l'optimum thermique, en milieu saturé d'eau. La diapause acquise dans ces conditions persiste un certain temps lorsque les larves sont ramenées dans

un milieu optimum. La durée de cette diapause est en relation avec le degré de température subi, et surtout avec la durée de l'exposition à ces conditions défavorables.

C. Températures modérément basses et conditions hygrométriques alternantes.

EXP. 59. — Les larves sont portées, dès le début de leur période prénymphale, à 12° C. Les conditions hygrométriques du milieu sont variées d'une manière rythmique. Pendant 24 heures le milieu est saturé d'eau, pendant les 24 heures suivantes le milieu est desséché. Ce rythme est maintenu pendant toute la durée de l'expérience, c'est-à-dire pendant 20 jours. Ces conditions se rapprochent des conditions fréquemment réalisées dans la nature.

La mortalité au cours de l'expérience n'est pas très élevée : 10 à 15 0/0 environ.

Ramenées dans un milieu optimum, à 29° C., certaines de ces larves se nymphosent rapidement, 20 à 40 0/0 selon les lots. Le reste des lots demeure un certain temps en diapause. Celle-ci, dans ce cas, est de courte durée. Elle cède aux conditions favorables au bout de 3 à 4 jours.

En résumé, les températures moyennement basses, associées à des conditions hygrométriques fluctuantes, ne déterminent pas de diapause durable.

2. — ACTION D'UNE TEMPÉRATURE AU-DESSOUS DU SEUIL DE DÉVELOPPEMENT, ASSOCIÉE A DES CONDITIONS HYGROMÉTRIQUES DIFFÉRENTES. — Les larves amenées dans ces conditions entrent en diapause. Reportées en milieu optimum leur évolution est variée ; elle dépend de l'intensité des facteurs en jeu et de l'état physiologique des larves.

A. Température voisine du seuil et sécheresse.

EXP. 60. — Des larves sont prélevées à la fin de leur période d'alimentation et transportées brusquement dans un milieu desséché à + 6° C. La durée du séjour est de 10 heures : selon les lots, 6 à 10 0/0 des larves meurent au cours de l'expérience.

Ramenées dans les conditions favorables initiales, toutes

les larves survivantes se nymphosent avec un retard plus ou moins appréciable. Les premières pupes apparaissent dès le 3^e jour, les dernières après 10 à 12 jours de vie dans un milieu optimum.

EXP. 61. — Les larves sont prises en fin de croissance et maintenues pendant 3 jours à 6° C., en milieu desséché.

La mortalité est beaucoup plus élevée que dans l'expérience précédente. Elle peut atteindre 50 à 55 0/0.

Ramenées en milieu favorable, les survivantes, avant de se nymphosier, demeurent un certain temps en diapause, au maximum 12 à 15 jours. La durée de cette diapause est variable selon les individus. Les premières pupes apparaissent généralement après 5 ou 6 jours de vie en milieu optimum.

EXP. 62. — Si les conditions expérimentales précédentes sont subies pendant 10 jours par les larves en fin d'alimentation on observe les faits suivants :

Presque toutes les larves meurent au cours de l'expérience. Les survivantes (5 à 10 0/0 au maximum), ramenées dans des conditions de milieu optima pour des larves normales, demeurent en diapause et meurent au stade larvaire, si ces conditions extérieures restent invariables.

EXP. 63. — Des larves prises au cours de la deuxième phase de la vie prénymphe sont laissées pendant 10 heures à 6° C., dans un milieu desséché.

Dans ce cas, la mortalité est nulle. Les larves reportées dans le milieu initial se nymphosent dans un temps normal, exception faite de quelques individus (2 à 10 0/0) dont la nymphose se produit avec quelque retard (20 à 30 heures).

EXP. 64. — Des larves, au même stade que les précédentes, sont mises pendant 10 jours à 6° C., dans un milieu desséché.

Quelques larves meurent au cours de l'expérience; mais leur nombre est très faible (5 à 10 0/0 environ selon les lots).

Ramenées dans un milieu optimum, ces larves restent en diapause. Cette diapause a une durée variable; 30 0/0 environ de ces larves se nymphosent durant la première semaine. Si

les conditions extérieures ne changent pas, le reste des larves demeure en diapause. Dans ce cas la mort survient après 15 à 25 jours de diapause.

En résumé, les troubles causés dans la marche du développement par l'action d'un froid sec sont en étroite relation avec l'état physiologique des larves qui le subissent.

Si les larves sont exposées à ces conditions défavorables immédiatement après la fin de leur croissance, elles éprouvent des perturbations graves qui entraînent souvent la mort. L'amplitude de ces perturbations est naturellement en liaison avec la durée du séjour dans le milieu défavorable.

Si les larves subissent l'action d'un milieu desséché et froid, alors qu'elles sont dans la deuxième phase de leur vie prénymphe, elles éprouvent des perturbations moindres que dans le cas précédent. En effet, pour des durées égales de séjour, dans les mêmes conditions nuisibles, le taux de mortalité est beaucoup plus important, pour les larves qui sont prises au début de leur période prénymphe, que pour celles qui sont prises au cours de cette même période.

Les larves qui résistent à l'action combinée de ces facteurs externes défavorables demeurent souvent en diapause lorsqu'elles sont ramenées dans un milieu optimum. L'issue de la diapause, peut être, la nymphose, ou la mort. Quelle que soit l'issue de la diapause, sa durée dépend encore de l'état physiologique initial des larves et du temps d'exposition aux conditions défavorables.

B. Température voisine du seuil et milieu saturé de vapeur d'eau.

EXP. 63. — Des larves, prises immédiatement à la fin de leur période d'alimentation, sont maintenues pendant 10 heures à 6° C., dans un milieu saturé d'eau.

20 à 30 0/0 de ces larves meurent au cours de l'expérience.

Les survivantes, ramenées en milieu optimum demeurent un certain temps en diapause. La durée de celle-ci est variable, quelques larves se nymphosent avec un retard de 20 à 30 heures, d'autres au contraire avec un retard de plusieurs jours, au maximum 8 jours.

Exp. 66. — Si on porte à 3 jours la durée de séjour dans les conditions précédentes, on provoque une mortalité considérable. Les larves qui persistent encore à la fin de l'expérience meurent souvent, soit lors de leur transport brusque à 29° C., soit quelque temps après, malgré des conditions d'humidité favorables aux larves normales. Les quelques larves (5 à 7 0/0) qui ont résisté à ces actions diverses se nymphosent après un temps de diapause de 5 jours environ.

Exp. 67. — Des larves sont prélevées au cours de la deuxième phase de leur vie prénymphale. Elles sont maintenues pendant 3 jours dans les mêmes conditions extérieures que les larves de l'expérience précédente.

Dans ce cas, la mortalité est moins élevée : 15 à 20 0/0 selon les lots. Le reste des larves, ramené dans des conditions optima, demeure en diapause pendant un temps très court, 2 à 3 jours, exception faite de 5 0/0 environ de ces larves qui se nymphosent presque immédiatement.

En résumé, le froid humide, comme le froid sec, peut agir de manière différente, selon l'état physiologique des larves qui le subissent. Les larves qui achèvent leur période d'alimentation sont beaucoup plus fragiles que celles qui sont déjà dans la 2^e phase de la vie prénymphale.

Le froid humide peut déterminer une diapause qui persiste lorsque les larves sont ramenées dans un milieu optimum. La durée de cette diapause est généralement courte ; elle est suivie par la nymphose.

C. Température voisine du seuil de développement et conditions hygrométriques alternantes.

Exp. 67. — Des larves sont prises au cours de la deuxième phase de leur vie prénymphale et transportées à 6° C. Les conditions hygrométriques alternent rythmiquement : 1 jour le milieu est saturé de vapeur d'eau, le jour suivant le milieu est desséché. L'expérience dure 15 jours.

A cette phase de leur développement, et dans ces conditions de milieu, la mortalité est peu importante, malgré la durée de

l'expérience (5 à 10 0/0 selon les lots). Ramenées dans les conditions optima, les larves se nymphosent très rapidement sans présenter de diapause durable.

En résumé, les conditions hygrométriques alternantes, subies par les larves, à une température voisine, mais au-dessous du seuil, n'entraînent donc pas de modifications appréciables dans la marche ultérieure du développement. La diapause dure tant que les conditions défavorables agissent, elle cesse quand leur action prend fin.

3. — ACTION D'UNE TEMPÉRATURE AU-DESSOUS DE ZÉRO, ASSOCIÉE A DES CONDITIONS HYGROMÉTRIQUES DIFFÉRENTES.

A. Température au-dessous de 0°C. et atmosphère desséchée.

Exp. 69. — Prélévées à la fin de la période d'alimentation et transportées brusquement en milieu desséché à -5° C., les larves meurent après un séjour très bref dans ces conditions.

On ne peut donc pas obtenir de diapause en faisant agir brusquement une température au-dessous de 0° , sur les larves qui se trouvent à la première phase de leur période prénymphale.

Les expériences qui suivent sont donc faites uniquement avec des larves qui se trouvent dans la deuxième phase prénymphale.

Exp. 70. — Les larves sont soumises pendant 5 heures à -5° C., en milieu desséché.

Dans ce cas, malgré le passage brusque de la température d'élevage (29° C.), à la température de l'expérience, la mortalité est très faible, 10 à 12 0/0. Les larves, ramenées dans les conditions optima, ont des réactions diverses. Quelques-unes d'entre elles, 20 à 30 0/0 selon les lots, se nymphosent rapidement, sans présenter de retard appréciable. Les autres se pupifient dans des temps qui peuvent varier de 2 à 7 jours.

Dans ce cas, la diapause qui persiste après l'action du froid sec est donc de courte durée.

Exp. 71. — Si des larves, prises au même stade sont maintenues pendant 10 jours dans les conditions expérimentales pré-

cédentes, on observe un accroissement de la mortalité dans les lots, 30 à 50 0/0 environ.

Les larves qui survivent ont des réactions diverses lors du retour dans les conditions favorables initiales. Quelques-unes d'entre elles succombent à la suite du choc thermique. Les autres demeurent en diapause. Parmi ces dernières, on obtient parfois quelques individus qui se nymphosent après un retard de 3 à 4 jours. La majeure partie de ces larves demeure à l'état larvaire.

Dans ce cas, la diapause dure de 10 à 20 jours selon les individus, et les larves meurent si les conditions de milieu demeurent invariables.

Exp. 72. — Au lieu de transporter brusquement des larves dans les conditions expérimentales précédentes, on procède à une chute thermique progressive, ainsi qu'à une déshydratation progressive du milieu. Durée de l'expérience 10 jours.

Dans ce cas, la mortalité au cours de l'expérience est nulle ou très réduite, 0 à 5 0/0 environ. Une fois reportées dans les conditions initiales, quelques larves (15 à 30 0/0 selon les lots) se nymphosent. Les autres demeurent en diapause. Celle-ci persiste si les conditions de milieu ne changent pas. L'issue de cette diapause est alors la mort, qui survient après des temps variables de vie latente (8 à 20 jours selon les lots).

Les expériences précédentes mettent en évidence les faits suivants :

Un séjour à une température au-dessous de 0° C. en milieu desséché détermine la mort des larves lorsqu'elles subissent ces conditions au début de leur période prénymphale.

Si ces conditions défavorables surviennent au cours de la deuxième phase de la vie prénymphale, les réactions des larves sont diverses. Dans ce cas, le froid sec peut déterminer la mort ou la diapause. La diapause déterminée par le froid sec peut persister lorsque les larves sont ramenées dans des conditions qui sont optima pour des larves normales.

La résistance des larves au froid sec dépend de la rapidité de la chute thermique. Les larves qui passent brusquement des conditions initiales d'élevage (29° C.) à — 5° C. résistent

moins bien que celles qui sont progressivement amenées à cette basse température, tout en étant également progressivement déshydratées.

En résumé, ici encore la résistance des larves dépend de leur stade.

B. Température au-dessous de 0°C. et excès d'humidité.

Si les larves sont très hydratées lors de leur transport à -5°C. , elles meurent, quel que soit leur stade de développement, après quelques heures de séjour dans ce milieu défavorable.

4. — ACTION D'UNE TEMPÉRATURE AU-DESSUS DE L'OPTIMUM ET DE CONDITIONS HYGROMÉTRIQUES DIFFÉRENTES.

A. Température au-dessus de l'optimum et milieu desséché.

Exp. 73. — Des larves élevées à 29°C. sont transportées en fin d'alimentation, à 37°C. , dans un milieu desséché. La durée de séjour des larves dans ces conditions est de 5 heures.

La mortalité au cours de l'expérience est nulle. La digestion des derniers aliments absorbés par les larves s'effectue très lentement. Pendant la première heure de leur séjour dans ces conditions défavorables, les larves dégorgent une grande quantité de salive. Celle-ci, très visqueuse, se dessèche dès son émission et recouvre les larves d'un enduit adhérent qui entrave en partie leurs mouvements.

Ces larves, ramenées dans les conditions initiales d'élevage (qui sont des conditions optima pour les témoins) achèvent peu à peu leur digestion. Leurs réactions individuelles sont alors différentes.

Certaines larves se nymphosent avec un retard de quelques heures (10 à 20 heures). Ces larves représentent environ 20 0/0 des individus des lots. D'autres larves (80 0/0 environ) se nymphosent avec un retard variable, dont la valeur maximum est de 4 jours environ.

Exp. 74. — Des larves, au même stade que les précédentes, sont maintenues dans les mêmes conditions expérimentales pendant 2 jours. Elles entrent en torpeur, due à la température

excessive. Dans ce cas la mortalité est élevée (30 à 60 0/0 selon les lots).

Ramenées dans les conditions initiales optima, les larves demeurent en diapause. Sur 100 de ces larves en diapause on obtient quelques pupes (17 0/0) après 3 jours de vie dans le milieu optimum. Le reste des larves demeure en diapause et la mort les décime progressivement. Les dernières larves succombent après 19 jours environ de vie latente.

Exp. 75. — Les mêmes conditions expérimentales imposées pendant 4 jours à des larves prises au même stade donnent les résultats suivants : une grande partie des larves meurt pendant l'expérience (90 à 95 0/0).

Les survivantes demeurent en diapause lorsqu'elles sont ramenées dans les conditions optima. La diapause de ces larves se termine toujours par la mort.

Exp. 76. — Des larves, à la deuxième phase de leur vie pré-nymphale, sont soumises à une température de 37° C. en milieu desséché. La durée du séjour dans ces conditions est de 5 heures.

Dans ce cas, la mortalité est nulle. Ramenées dans les conditions optima, ces larves ont un retard dans leur nymphose. Ce retard est relativement faible, mais variable selon les individus, il oscille entre 1 et 4 jours.

Exp. 77. — Des larves, au même stade que les précédentes, sont maintenues pendant 2 jours à 37° C. dans un milieu desséché.

Le taux de mortalité est très élevé, mais varie selon les lots (25 à 65 0/0 environ).

Certaines larves se nymphosent au cours de l'expérience. Le nombre en est très faible, 3 à 8 0/0 environ.

Les larves qui persistent en diapause après les deux jours d'expérience demeurent encore en diapause, lors de leur retour aux conditions optima initiales ; exception faite de quelques-unes d'entre elles (2 à 5 0/0), qui se nymphosent dans ce milieu.

Seule, la mort est l'issue de cette diapause, si les conditions

de milieu persistent. Dans ce cas, la durée de la diapause dépasse rarement 15 à 20 jours.

En résumé, une température élevée, accompagnée de sécheresse, détermine rapidement une grande mortalité parmi les larves qui subissent ces conditions défavorables.

Le taux de la mortalité est fonction de la température, de la durée de l'exposition et de l'état physiologique des larves. Avant de mourir, celles-ci entrent progressivement en torpeur, c'est-à-dire en diapause. Si, au début de leur diapause, elles sont ramenées dans un milieu optimum, leur développement ne reprend pas immédiatement. La nymphose est toujours retardée. Si le séjour en milieu chaud et sec a été de longue durée, les larves survivantes ne reprennent pas leur développement dans le milieu favorable habituel. Elles restent en diapause et meurent si ces conditions de milieu normales persistent.

B. Température élevée et milieu saturé de vapeur d'eau.

Exp. 78. — Des larves élevées à 29° C., prélevées à la fin de leur période d'alimentation, sont portées à 37° C., dans un milieu saturé d'eau : durée de l'expérience 5 heures. On observe une grande agitation des larves. La mortalité est nulle au cours de l'expérience.

Ramenées dans les conditions primitives, la majorité de ces larves se nymphosent avec un retard qui n'excède pas 48 heures. Le reste des larves (10 à 12 0/0) présente un retard dans la nymphose qui n'excède pas 3 à 4 jours.

Exp. 79. — Larves prises au même stade et mêmes conditions expérimentales que pour l'expérience 77 ; seule, la durée du séjour à la chaleur et à l'humidité excessive est portée à 2 jours. Après la dixième heure environ de séjour dans ce milieu, les larves entrent en torpeur ; elles digèrent très lentement les derniers aliments absorbés. A la fin de l'expérience, une grande partie des larves a succombé ; 50 0/0 environ.

Celles qui sont reportées dans le milieu optimum demeurent en diapause plusieurs jours (3 à 5). Elles meurent ou se nymphosent.

Exp. 80. — Les larves en fin d'alimentation sont maintenues 6 jours à la chaleur humide (37° C). On n'observe jamais la nymphose. L'action ainsi prolongée de ces conditions défavorables entraîne inévitablement la mort.

Exp. 81. — Des larves au cours de la deuxième phase de la vie prénymphale sont maintenues pendant 2 jours à une température de 37° C., dans un milieu saturé d'eau.

Pour ces larves, la mortalité est moindre que pour celles qui subissent ces conditions défavorables au cours de la première phase de la vie prénymphale. Seules 15 à 25 0/0 d'entre elles succombent.

Les survivantes reportées en milieu optimum se nymphosent peu à peu, avec des retards maxima de 3 à 4 jours.

Dans certains cas, des larves se nymphosent dans ce milieu chaud et humide, mais ce sont celles qui sont amenées dans ce milieu défavorable alors qu'elles sont très près de leur nymphose.

Ici encore, l'action d'un milieu défavorable se montre en relation étroite avec l'état physiologique de la larve qui le subit.

Les expériences précédentes permettent de considérer une température supérieure à l'optimum, associée à un excès d'humidité comme agents inhibiteurs du développement.

Pendant leur exposition à ce milieu nuisible, les larves vivent en diapause; mais, cette diapause est de courte durée, car ces conditions sont rapidement mortelles.

Ramenées dans un milieu optimum au cours de leur diapause, les larves peuvent reprendre leur développement, lorsque leur séjour à la chaleur humide a été de courte durée.

Il est utile de remarquer que la nymphose est parfois possible en milieu très chaud et très humide, pour les larves dont les processus de nymphose ont été amorcés en milieu optimum.

C. Température au-dessus de l'optimum et conditions hygrométriques alternantes.

Exp. 82. — Dès l'arrêt de l'alimentation, c'est-à-dire à la première phase de leur vie prénymphale, des larves sont por-

tées à une température de 37-38° C. Pendant les 5 premières heures, le milieu est saturé d'eau, pendant les 5 heures suivantes il est desséché. Pendant toute la durée de l'expérience (5 jours), ces conditions hygrométriques alternent régulièrement (de 15 heures en 15 heures environ). La fin du séjour à 38° C. a lieu en milieu humide. Dans ces conditions, quelques larves se nymphosent ; 10 à 12 0/0 environ.

La mortalité est, selon les lots, de 3 à 15 0/0. Les larves survivantes, ramenées à la température initiale de l'élevage 30° C. et dans des conditions d'humidité optima pour cette température, se nymphosent après 3 à 5 jours de vie en diapause.

Les résultats sont différents dans deux cas précis ; d'une part, quand les larves sont transportées à 37-38° C. et mises initialement dans un milieu desséché ; d'autre part, quand l'expérience se termine sur une période de sécheresse.

Dans le premier cas, le taux de mortalité est plus élevé. Le taux des larves qui se nymphosent dans le milieu défavorable est par contre moins important.

Dans le deuxième cas, lorsque les larves sont ramenées dans le milieu optimum, la durée de leur diapause est plus longue que celle des larves qui terminent leur séjour à 38° C. en milieu humide. La durée de cette diapause est de 4 à 7 jours. Elle se termine, soit par la nymphose, soit par la mort des larves.

En résumé, un excès de chaleur associé à des conditions hygrométriques alternantes peut ne pas empêcher la nymphose. Dans ce milieu, la résistance des larves à la chaleur est plus grande que dans des conditions hygrométriques excessives et constantes.

VII. — Influence de la température et de l'asphyxie.

1. — ACTION D'UNE TEMPÉRATURE ÉLEVÉE ASSOCIÉE A DES CONDITIONS ASPHYXIQUES.

Exp. 83. — Des larves, élevées à 29° C., sont placées à la fin de leur période d'alimentation, à une température de 37° C., dans un récipient dont l'air est humide et surchargé de gaz carbonique. Durée de l'expérience 10 heures.

Les larves entrent en diapause. La mortalité est de 20 à 25 0/0 pendant la durée de l'expérience.

Les larves reportées dans des conditions favorables demeurent en diapause pendant 8 à 10 jours et finissent par se nymphoser.

Les expériences des paragraphes VI et VII, permettent de remarquer que l'association de plusieurs facteurs défavorables, particulièrement l'association de la température et de l'humidité, joue un rôle capital dans les réactions de la larve. En ce qui concerne l'action combinée des facteurs thermiques et hygrométriques, on peut constater que, plus on s'éloigne de la température optimum, dans un sens ou dans l'autre, plus les écarts d'humidité autour de l'optimum hygrométrique, correspondant à la température étudiée, ont d'importance et entraînent des modifications profondes dans la marche du développement.

Il est certain, qu'en dépit d'un élevage pratiqué dans des conditions optima, on obtient toujours des lots où chaque larve a ses réactions individuelles caractéristiques. Ces particularités physiologiques individuelles se traduisent, notamment, dans les conditions de milieu optima par des vitesses de développement différentes, mais dont les écarts sont toujours de faible amplitude. Ici, comme toujours, dès que le milieu devient défavorable, les variations individuelles s'accusent de plus en plus et, naturellement, la diversité des réactions observées est d'autant plus grande que le milieu s'écarte des conditions optima.

Ces faits sont mis en évidence par la grande diversité des réactions que présentent les larves issues d'un même élevage, une fois qu'elles sont portées dans des conditions de milieu défavorables. En effet, dans les mêmes conditions défavorables, il est possible d'observer diverses réactions parmi les larves d'un même lot. Certains individus succombent, d'autres résistent à l'action des facteurs nuisibles. Par la suite, en milieu optimum, il est alors encore possible d'observer diverses réactions chez les larves survivantes : les unes se nymphosent, les autres demeurent en diapause. Parmi ces larves en diapause dans un milieu optimum, les unes se nymphosent après un

temps de diapause, variable d'un individu à l'autre, les autres meurent sans se nymphoser.

Il faut ajouter, que les taux respectifs des larves qui présentent ces diverses réactions sont généralement variables, d'un lot à un autre, mais, dans l'ensemble, les résultats de chaque expérience précise s'orientent toujours dans le même sens.

Les écarts que peuvent présenter ces divers taux sont d'ailleurs indiqués dans toutes les expériences.

*
* *

L'ensemble des expériences effectuées avec des larves au stade prénymphal montre nettement qu'il est possible de déterminer expérimentalement la diapause.

En effet, chez des larves saines on peut obtenir :

1° Une diapause déterminée par l'action du ou des facteurs défavorables.

2° Une diapause durable dans le milieu optimum pour des larves normales. Dans ce cas, l'arrêt de développement est la répercussion lointaine des influences extérieures nuisibles précédemment subies.

3° La durée de cette diapause en milieu favorable ainsi que son issue (mort ou nymphose) sont en relation, d'une part avec la nature et l'intensité des facteurs inhibiteurs, d'autre part avec l'état physiologique, c'est-à-dire avec le stade de la larve qui les subit.

V

Recherches pour provoquer la diapause au cours de la période nymphale.

Cette période correspond à la métamorphose. Elle part du moment où la larve effectue sa dernière mue, qui devient le puparium, et s'achève au moment où la pupe éclôt.

Dans des conditions optima, à 29°, la métamorphose s'effectue en 145 heures environ.

J'étudierai dans cette partie l'action des facteurs externes sur la durée de la métamorphose.

Les expériences ont été faites avec des pupes de même âge, dont le développement antérieur s'est effectué dans des conditions optima à 29°. Chaque lot, de 200 individus environ, a été constitué par des pupes rassemblées au moment de la mue nymphale, alors que le puparium n'avait pas encore acquis sa pigmentation brune habituelle.

1. — Influence de la température.

1. — ACTION DES TEMPÉRATURES COMPRISSES ENTRE L'OPTIMUM THERMIQUE ET LE SEUIL DE DÉVELOPPEMENT. — Lorsque les conditions d'humidité et d'aération sont en accord avec les températures décroissantes, on n'observe pas d'arrêt de développement à ce stade et dans cette partie de l'échelle thermique. Seule, la rapidité du développement va en décroissant d'une manière constante.

2. — ACTION DES TEMPÉRATURES COMPRISSES ENTRE LE SEUIL DE DÉVELOPPEMENT ET 0° C.

EXP. 84. — Des lots de pupes sont graduellement portées, dès le début de la métamorphose, à 0° C. La durée du séjour à cette température est de 12 heures.

Pendant toute la durée du séjour à 0°, la métamorphose est suspendue. Les pupes, ramenées dans les conditions initiales (29° C., humidité 30 0/0 environ), reprennent immédiatement leur évolution. Le retard observé dans l'éclosion correspond à la durée du séjour à 0°.

EXP. 85. — Au moment de leur formation, les pupes sont transportées à 0° C., mais cette fois la durée de l'expérience est de 8 jours.

Les pupes, après leur séjour à cette température, reprennent toute leur évolution lorsqu'elles sont ramenées à 29° C. La durée de la métamorphose, exclusion faite du séjour à 0°, est même légèrement écourtée par rapport à la durée normale.

En résumé, une température au dessous du seuil arrête donc le développement de la pupe. La métamorphose commence

dès que les conditions deviennent favorables. On peut même noter une légère accélération de la métamorphose, après les chocs thermiques éprouvés par les pupes au cours de ces expériences.

EXP. 86. — Action brusque d'une température de 0° C. sur des pupes prises vers la 65^e heure de métamorphose à 29° C., donc en cours de métamorphose. La durée du séjour à 0° C. est de 5 heures.

Reportées à la température initiale, ces pupes ont des évolutions différentes. Environ 80 0/0 d'entre elles éclosent dans un temps normal — déduction faite de leur temps d'exposition à 0°. Le reste des pupes n'écloît pas. Elles ne sont cependant pas en diapause. Elles ont succombé pendant leur séjour à 0°. Les pupes ouvertes montrent les cadavres de nymphes, dont le développement a visiblement été arrêté vers le milieu de la métamorphose.

EXP. 87. — Si des pupes, prélevées vers la 65^e heure de leur métamorphose à 29° C., sont brusquement amenées à 0° C. et que la durée du séjour à 0° soit de 2 jours, on n'obtient pas d'éclosion. Les nymphes succombent au choc thermique.

EXP. 88. — Des pupes de 65 heures environ, sont amenées progressivement à 0° C. La durée du séjour est de 24 heures.

Dans ce cas, le froid ne tue pas les pupes qui reprennent leur développement interrompu et qui éclosent avec un retard qui correspond approximativement à la durée du séjour à 0°.

Ainsi, pendant toute la durée de leur exposition à 0° C., les pupes, quel que soit leur stade, demeurent en diapause. Cette diapause n'est pas durable et cède lorsque les conditions de milieu deviennent favorables au développement.

Si les pupes sont amenées brusquement d'une température voisine de 30° C. à une température voisine de 0° C., alors qu'elles sont en cours de métamorphose, elles n'entrent pas en diapause, mais meurent à la suite du choc thermique brutal.

Diverses expériences pour étudier l'influence exacte des basses températures aux diverses phases de la métamorphose ont montré, qu'à certaines périodes, le froid brusque, intense ou de longue durée, tue la nymphe, alors qu'à d'autres périodes ces mêmes conditions ne font que suspendre le développement. Comme, pendant la nymphose de *L. sericata*, les résultats sont, ou la mort, ou un arrêt strictement limité aux temps d'action des conditions externes inhibitrices et non une diapause durable aux températures favorables, il a paru inutile de multiplier les expériences sur ce point.

En résumé, pendant la métamorphose, l'action d'une température au voisinage de 0° C. peut, dans certaines conditions, déterminer une diapause. Cette diapause cède lorsque les pupes se retrouvent dans un milieu favorable.

L'action d'un froid progressif et sec permet aux pupes de résister aux températures rigoureuses.

Un froid brusque ou progressif mais accompagné d'une grande humidité détermine généralement la mort.

3. — ACTION D'UNE TEMPÉRATURE AU-DESSUS DE L'OPTIMUM.

Exp. 89. — Des pupes, de même âge, provenant d'un élevage effectué, de l'éclosion de l'œuf à la nymphose, à 29° C., sont transportées, dès le début de la métamorphose à 37° C. et dans des conditions d'humidité optima, 30 à 60 0/0 de vapeur d'eau.

Dans ces conditions, pour la majorité des nymphes, la métamorphose est encore possible. Elle est seulement retardée. Elle s'effectue dans un temps plus long qu'à 35° C. (140 heures environ au lieu de 120). 20 à 30 0/0 des pupes n'éclosent pas. Une grande partie des Mouches obtenues sont débiles.

Exp. 90. — Des pupes, semblables à celles de l'expérience précédente, sont mises, dès le début de la métamorphose, à 40° C., en milieu humide.

On ne peut pratiquement pas obtenir l'éclosion à cette température. Les pupes, ouvertes, montrent cependant des adultes prêts à sortir du puparium. La métamorphose s'effectue donc, seule l'éclosion est impossible.

En résumé, au-dessus de l'optimum thermique, on n'obtient pas de diapause. Le développement est seulement retardé.

Si la température est trop élevée, l'éclosion des adultes est empêchée.

4. — ACTION DES TEMPÉRATURES ALTERNANTES, COMPRISES ENTRE L'OPTIMUM ET LA LIMITE VITALE SUPÉRIEURE.

EXP. 91. — Des pupes, obtenues à 29° C., sont amenées dès le début de la nymphose, à 38° C. pendant 5 heures, puis reportées à la température initiale.

La mortalité est peu élevée, 10 à 15 0/0 environ selon les lots. Le reste des pupes éclôt. Dans ce cas, la durée de la métamorphose varie légèrement selon les individus. L'éclosion se produit généralement entre la 145^e et la 160^e heure après la nymphose.

EXP. 92. — Des pupes, au même stade que les précédentes, sont amenées à 38° C. pendant 5 heures. Elles sont ensuite reportées, pendant 60 heures environ, à 30° C. puis, après ce temps, elles subissent un nouveau séjour de 10 heures à 38° C.

Ramenées à 29° C., ces pupes meurent en grande partie à des stades divers de leur métamorphose. Seules, quelques pupes achèvent leur développement. Les Mouches obtenues sont peu nombreuses, 2 à 15 0/0 selon les lots, elles sont toujours très débiles.

En résumé, les températures alternantes, comprenant un séjour passager, nuisible à la métamorphose, ne déterminent pas de diapause nymphale. Ces conditions de milieu entraînent, au contraire, très souvent la mort des nymphes. Celles qui résistent n'ont pas leur développement interrompu pendant leur exposition aux influences nuisibles, elles donnent seulement avec quelque retard, des adultes débiles.

II. — Influence de l'état hygrométrique.

1. — ACTION D'UN MILIEU DESSÉCHÉ.

EXP. 93. — Des pupes sont gardées à la température de l'élevage, 29° C., mais dans une atmosphère desséchée.

L'éclosion des premières pupes est retardée de quelques heures par rapport au temps normal de métamorphose à cette température. Ce retard n'est pas très important, 10 à 12 heures seulement.

Le nombre des éclosions est réduit : 40 à 50 0/0. Non seulement un grand nombre d'adultes demeurent à l'intérieur du puparium sans arriver à se libérer, mais certaines nymphes n'ont pas achevé leur métamorphose.

Un milieu sec ralentit donc les processus de métamorphose. Les adultes, une fois formés à l'intérieur du puparium, sont souvent débiles et un grand nombre d'entre eux meurent sans sortir des enveloppes nymphales. Une intense sécheresse tue parfois la nymphe au cours de sa métamorphose.

Comme la sécheresse détermine la mort d'un grand nombre de nymphes, il serait intéressant de chercher quelle est la période de la métamorphose où la pupa est le plus sensible à ce facteur. Les quelques expériences faites à ce point de vue paraissent indiquer que la nymphe présente son maximum de sensibilité à la sécheresse entre la 40^e et la 80^e heure de métamorphose à 29° C.

2. — ACTION D'UN MILIEU SATURÉ DE VAPEUR D'EAU.

EXP. 94. — Dès le début de la nymphose, des pupes, de même âge, dont le développement antérieur s'est effectué à 29° C., sont maintenues à cette même température, mais dans un milieu saturé de vapeur d'eau. La durée de l'expérience correspond aux trois premiers jours de métamorphose. Après ce temps de séjour en milieu humide, les pupes sont reportées dans un milieu normal. Seulement 2 à 3 0/0 de ces nymphes arrivent à éclore avec un retard de quelques heures. Tout le reste des lots mis en expérience a succombé pendant le séjour à l'humidité.

EXP. 95. — Des pupes semblables à celles de l'expérience précédente, mais dont la première moitié de la métamorphose a lieu à 29° C., dans des conditions d'humidité optima, sont maintenues pendant la deuxième moitié de la métamorphose à 29° C., mais dans un milieu saturé de vapeur d'eau.

On n'obtient aucune éclosion d'adultes. La métamorphose a cependant pu se terminer pour quelques nymphes, 40 à 60 0/0 selon les lots. La Mouche, toute formée à l'intérieur du puparium, n'a pu se libérer, soit en raison de l'humidité qui rend la chitine moins friable, soit en raison d'une débilité causée par un développement effectué dans de mauvaises conditions ; soit pour ces deux raisons réunies.

Ces deux expériences montrent qu'un milieu saturé d'eau, dont l'influence s'exerce pendant toute la durée de la période nymphale, tue sans exception tous les individus ; la mort survient à divers stades de la métamorphose.

Un milieu humide ne détermine donc pas de diapause au cours du stade nymphal. Dans ces conditions défavorables la nymphe poursuit son développement ou meurt. Ces deux réactions différentes sont en liaison avec la période de la métamorphose, pendant laquelle la pupe est exposée à l'humidité. De plus, lorsque la métamorphose s'achève, elle n'est pas suivie par l'éclosion. Celle-ci n'arrive à s'effectuer que si le milieu se dessèche peu à peu vers la fin de la nymphose.

La grande mortalité des pupes dans ces conditions expérimentales doit être en relation avec des phénomènes asphyxiques. En milieu humide, les pupes sont en permanence recouvertes d'une pellicule d'eau qui les enveloppe entièrement et qui doit amener des perturbations dans les échanges gazeux indispensables au développement.

3. — ACTION DE CONDITIONS HYGROMÉTRIQUES ALTERNANTES. — Ici encore, afin d'éliminer l'action de la température, les pupes sont maintenues à la température de l'élevage 29° C.

Exp. 96. — Des pupes, de même âge, sont soumises pendant toute la durée de la métamorphose, à des conditions hygrométriques qui alternent rythmiquement ; 12 heures environ en milieu desséché, 12 heures en milieu humide.

25 à 30 0/0 de ces pupes meurent pendant la métamorphose. Les autres éclosent avec 2 et 8 heures de retard sur les témoins.

Exp. 97. — Cette expérience est semblable à la précédente, mais les 12 premières heures de métamorphose ont été effectuées en milieu humide.

Dans ce cas, le taux de mortalité est plus élevé, il atteint 30 à 45 0/0 selon les lots.

Les conditions hygrométriques alternantes ne déterminent donc pas de diapause au stade nymphal.

III. — Influence de la température et de l'humidité.

1. — ACTION DE CONDITIONS HYGROMÉTRIQUES VARIABLES, ASSOCIÉES A UNE TEMPÉRATURE AU-DESSOUS DU SEUIL DE DÉVELOPPEMENT.

Exp. 98. — Des pupes, provenant d'un élevage effectué à 18° C., sont amenées progressivement à 12° C., elles sont maintenues à cette température, dans un milieu qui est alternativement sec et humide. La durée du séjour est de 20 jours, les variations hygrométriques ont lieu toutes les 48 heures environ.

10 à 15 0/0 de ces pupes meurent au cours de l'expérience, les autres donnent des adultes normaux, après un séjour dans un milieu favorable au développement.

Exp. 99. — Des pupes, issues d'un élevage suivi depuis l'éclosion des œufs jusqu'à la nymphose, à 18° C. et dans des conditions d'humidité optima, sont mises dans du sable sec et progressivement amenées à une température de — 5° C. La durée du séjour dans ces conditions est de 10 jours.

Ces pupes, progressivement ramenées à la température ordinaire, continuent leur évolution. Seules 10 à 20 0/0 entre elles, succombent au cours de l'expérience. Toutes les Mouches qui éclosent sont normales.

Exp. 100. — Les résultats sont autres si des pupes, semblables aux précédentes, sont amenées progressivement à — 5° C., tout en étant maintenues dans un milieu très humide.

Dans ce cas, seules quelques pupes (10 à 12 0/0) résistent à l'action du froid et reprennent leur métamorphose, lorsque le milieu devient favorable au développement. Toutes les autres succombent au cours de l'expérience.

Il est inutile de décrire toutes les expériences faites avec des combinaisons variables des deux facteurs, thermique et hygrométrique. Le résultat essentiel des expériences de cette nature est le suivant : les températures au-dessous de l'optimum, au-dessus ou au-dessous du seuil de développement, associées à une humidité constamment au-dessus de l'optimum d'humidité correspondant respectivement à ces diverses températures, entraînent presque toujours la mort et ne déterminent jamais de diapause.

Il en est de même pour l'action des milieux asphyxiques et du surnombre. Ici encore le détail des expériences semble inutile. D'ailleurs, dans la nature, ces derniers facteurs sont de moindre importance que la chaleur et l'humidité.

*
* *

Tous les résultats des expériences qui concernent l'influence des facteurs externes sur le cours de la métamorphose permettent de tirer les conclusions suivantes :

Le stade nymphal est une période du cycle de *L. sericata* où l'organisme est particulièrement sensible aux variations des facteurs externes. Des écarts de faible amplitude autour de l'optimum entraînent facilement la mort.

Cette extrême sensibilité se traduit encore par le fait que l'Insecte n'entre pas en diapause à ce stade. On observe seulement et dans certaines conditions une diapause sous l'influence des températures comprises entre la limite inférieure de vie et le seuil de développement. Au-dessus de ce seuil, on observe parfois un léger ralentissement dans la nymphose, mais jamais d'arrêt caractérisé. Ces ralentissements ne peuvent d'ailleurs pas être pris en considération dans ces diverses conditions expérimentales, car, même dans des lots de pupes d'âge rigoureusement semblable, maintenus dans un milieu optimum, les éclosions ne sont pas simultanées (p. 46). On peut observer 10 à 12 heures d'écart entre la première et la dernière éclosion, à 29° C. Cet écart qui représente 7,5 0/0 de la durée de la métamorphose se retrouve plus ou moins dans les éclosions des pupes qui survivent à l'action d'un milieu défavorable.

Donc, pendant la période nymphale, les variations indivi-

duelles ne s'amplifient pas sous l'influence d'un milieu nuisible, comme au stade prénymphal, pour donner toute une gamme de réactions individuelles nettement distinctes. On n'obtient que le développement ou la mort. Ceci met encore en évidence l'absence de souplesse de *L. sericata*, et son peu de résistance pendant la métamorphose où, seuls, les individus exceptionnellement résistants subsistent dans les milieux défavorables, alors que tous les autres disparaissent.

Ce fait, qui a une grande importance pour l'étude de l'hibernation ou de l'estivation dans les conditions naturelles, sera repris dans un chapitre ultérieur.

D'autre part, la période de la métamorphose, où la nymphe a 29°-30° C. offre le moins de résistance aux actions extérieures, correspond généralement aux 100 premières heures de la métamorphose.

VI

Recherches pour provoquer la diapause au cours de la vie imaginale.

L'étude de la diapause doit également être faite pour la phase du cycle individuel qui correspond à la vie imaginale. A ce stade, comme aux précédents, il est possible qu'elle se manifeste sous ses deux aspects habituels : arrêt d'activité et arrêt de développement. L'arrêt dans le développement ne se manifeste à ce stade que par un arrêt dans l'évolution des gonades.

Dans les conditions habituelles d'élevage, il faut compter 6 à 7 jours environ entre l'éclosion des imagos et l'accouplement et la ponte. Il faut donc chercher à déterminer une diapause pendant cette période, mais des expériences systématiques sont presque impossibles à réaliser.

1° Les adultes se déplacent en tous sens dans de grandes cages où les conditions de milieu sont difficiles à évaluer d'une manière rigoureuse.

2° Si on réduit le volume des cages on provoque une perturbation considérable dans le comportement normal. Les Mouches

ne s'alimentent que d'une manière irrégulière et peuvent mourir sans avoir pondû. En effet, l'alimentation normale en captivité n'est possible que dans des conditions relativement strictes (p. 12). Si ces conditions ne sont pas réalisées on détermine le jeûne. Les résultats obtenus doivent alors s'interpréter comme une conséquence de l'inanition qui masque l'influence des facteurs externes dont on cherche le mode d'action.

De plus, les expériences peuvent être faites avec des adultes qui viennent d'éclore ou avec des adultes qui sont déjà alimentés. Dans ce dernier cas, il est impossible d'avoir deux Insectes comparables, car on ne peut évaluer d'une manière précise la quantité d'aliments absorbés. On ne peut l'évaluer, ni par des pesées successives, en raison de la fragilité des Mouches; ni par la mesure de la durée du séjour dans les conditions d'élevage optima. En effet, en raison de la diversité des facteurs qui entrent en jeu, on ne saurait prétendre déclencher des réactions parallèles chez tous les individus. En conséquence on ne peut expérimenter que sur des lots d'animaux qui deviennent rapidement disparates.

En dépit de ces restrictions, des expériences faites sur des lots très abondants permettent d'obtenir des indications d'ensemble, sur les réactions des adultes aux principaux facteurs externes; mais, on doit insister sur le caractère approximatif des résultats.

1. — Influence de la température et de l'alimentation. — Pour étudier l'influence de diverses températures constantes sur des mouches captives, il faut supprimer la source lumineuse qui donne de la chaleur rayonnante. Or, sans lumière, l'adulte jeûne, quelles que soient les conditions thermiques. Il est donc seulement possible de vérifier les points suivants :

Les adultes deviennent-ils sexuellement mûrs, à diverses températures aux seuls dépens des graisses accumulées au cours de la vie larvaire ?

Les adultes, alimentés pendant 2 ou 3 jours, arrivent-ils à maturité sexuelle, une fois privés de nourriture, à diverses températures comprises entre 15 et 35° C. ?

Les adultes peuvent-ils, soit totalement à jeun, soit après avoir été nourris, interrompre le développement de leurs

gonades à des températures voisines de 0° C. pour le reprendre à une température favorable ?

1. — ACTION DU JEUNE ET DES TEMPÉRATURES MOYENNES.

Exp. 101. — 2 lots de Mouches sont isolés dès l'éclosion dans de grands récipients clos et fréquemment aérés, l'un à 30° C., l'autre à 20°.

A 30° C., les Mouches meurent au cours des 1^{er}, 2^e et 3^e jours d'expérience.

A 20° C., les résultats sont de même ordre, seule la longévité de l'adulte est plus grande : 4 à 5 jours.

Le 5^e jour, les Mouches survivantes sont transportées dans les conditions optima. Si les gonades avaient évolué normalement, malgré le jeûne, on devrait obtenir des pontes dès le 2^e ou 3^e jour de vie dans le milieu normal. Il n'en est rien. Les femelles pondent seulement le 6^e jour.

2. — ACTION DU JEÛNE ET DES BASSES TEMPÉRATURES.

Exp. 102. — Des Mouches, dès leur éclosion, sont portées à 12° C. Ces conditions thermiques, associées au jeûne, déterminent rapidement la mort d'une grande partie du lot. Sur 500 Mouches, il en persiste cependant encore 62 après le 10^e jour d'expérience ⁽¹⁾. Ces survivantes sont en majeure partie des femelles. Ramenées à la température du laboratoire et dans les conditions d'alimentation et d'éclairement habituels, ces Mouches s'alimentent, s'accouplent et pondent après 6 jours de vie dans ces conditions optima.

Exp. 103. — Dès leur éclosion, les Mouches sont mises à + 1° C. Elles sont immédiatement engourdies. Après 48 heures de séjour à cette température, en atmosphère sèche, elles sont progressivement ramenées à la température du laboratoire. Sur 500 Mouches, 196 seulement se raniment. Ces Mouches, libérées dans une grande cage, et dans les conditions normales d'élevage, commencent à s'alimenter et pondent vers la fin du 6^e jour. La longévité est plus réduite que celle des Mouches normales. Le chiffre de la descendance est plus faible.

⁽¹⁾ Cette température est mieux supportée par les individus alimentés qui ont 2 ou 3 jours de vie imaginale, que par ceux qui viennent d'éclore.

Comme toutes les Mouches de ces deux dernières expériences ont subi l'action du froid dès leur éclosion, et comme leur ponte survient après 6 jours environ de vie dans les conditions habituelles, c'est-à-dire après une durée qui correspond au temps normal nécessaire à la ponte des Mouches témoins, on peut conclure que le froid, accompagné de jeûne, inhibe l'évolution des gonades, mais que l'évolution reprend dès que le milieu devient favorable.

Des températures encore plus basses donnent les résultats suivants :

EXP. 104. — 100 Mouches séjournent à -11° C. pendant 1 heure. 3 individus se raniment après 1 h. 15 de séjour à 20° C. Les ailes ont des mouvements normaux, les pattes demeurent paralysées. Tous les autres individus ont succombé.

EXP. 105. — 100 Mouches séjournent à -11° C. pendant 45 minutes. 9 individus seulement se raniment à 20° C. après 15 minutes de séjour à cette température. Les mouvements de tous les appendices sont normaux mais ralentis. Tous les autres individus ont succombé.

EXP. 106. — 100 Mouches à -11° C. pendant 15 minutes succombent encore en masse. 16 individus, seulement, se raniment après 3 minutes de séjour à 20° C. Ces Insectes meurent 2 jours après sans avoir pondu.

Le peu de résistance des *Lucilia* aux basses températures laisse supposer que l'hibernation de cette espèce doit rarement s'effectuer au stade imaginal.

3. — ACTION DU JEÛNE SEUL.

EXP. 107. — Pour préciser le rôle exact du jeûne dans l'évolution des organes sexuels, on laisse les Mouches dans les conditions de chaleur et d'éclairement optima et on supprime les aliments, tout en donnant une quantité d'eau suffisante. La mortalité est très grande. Entre le 6^e et le 8^e jour la totalité du lot disparaît sans avoir pondu. Dans ce cas, pour favoriser une ponte possible, des cristallisoirs remplis de viande sont dépo-

sés dans la cage d'élevage. Ceux-ci sont recouverts d'une mous-seline qui isole la viande et empêche ainsi l'alimentation des Insectes.

Si, au bout du 4^e jour de jeûne, on reporte des Mouches dans des conditions normales, les pontes apparaissent après 5, 6 ou 7 jours d'alimentation. Ces Mouches, relativement fragiles, ont une durée de vie imaginaire moins longue que celle des Mouches normales. Le chiffre de leur descendance est, de ce fait, réduit.

En résumé, les *Lucilia* ne peuvent pas effectuer leur maturation sexuelle aux seuls dépens des graisses qui subsistent après la métamorphose. Leur évolution est inhibée par le jeûne, elle reprend dès que l'alimentation commence. La connaissance exacte de l'évolution des gonades ne pourrait être précisée que par une étude histologique spéciale qui sort du cadre de ce travail.

Les mêmes expériences, réalisées avec des *Lucilia* qui ont déjà absorbé des aliments, donnent des résultats d'autant plus proches des précédents que la période d'alimentation a été plus courte.

A ce stade, comme aux précédents, le froid, qu'il soit ou non accompagné d'inanition, provoque une diapause de l'Insecte. Celle-ci ne peut être que de courte durée, car l'organisme, très fragile à ce stade, succombe rapidement aux conditions défavorables.

L'arrêt d'activité et de développement, déterminé par un milieu nuisible, cède rapidement lors du retour aux conditions normales.

4. — ACTION DES TEMPÉRATURES AU-DESSUS DE L'OPTIMUM ET DE LA SÉCHERESSE SUR DES MOUCHES ALIMENTÉES. — On a vu (p. 14), que les fortes températures, accompagnées d'une insuffisance d'eau amènent des perturbations qui peuvent parfois entraîner la destruction progressive des ailes. Comme on n'observe pas, dans ce cas, de fécondations, et que les pontes sont cependant fréquentes mais toujours stériles, on peut supposer que les mâles sont plus touchés que les femelles par ces conditions de milieu. Plus la température est haute, plus les effets précédents sont

fréquents. Des recherches histologiques permettraient seules d'observer les différentes phases de la spermatogénèse et de vérifier si ces conditions extérieures entraînent la stérilité des mâles. Cette possibilité de stérilisation par les hautes températures a déjà été étudiée et confirmée par de nombreux auteurs : POSPELOV (1911), ZNAMENSKIÏ (1915), YOUNG et PLOUGH (1926).

Indirectement, cette stérilisation par l'action des facteurs externes peut être reliée au problème de la diapause. En ce qui concerne *L. sericata*, l'absence de fécondation n'est parfois que passagère et dure seulement pendant le temps d'exposition en milieu défavorable. Elle est d'autres fois durable et persiste lorsque les Mouches sont reportées dans des conditions optima. Dans un cas, comme dans l'autre, on a en quelque sorte, un arrêt temporaire ou définitif du développement lié à l'action du milieu.

Il faut de plus ajouter que, dans certains cas, l'action d'un milieu défavorable agit, non seulement sur la fécondité des Mouches, mais également sur l'état physiologique des œufs émis. Dans des élevages mal soignés, on obtient parfois, dans la ponte d'une même femelle, des œufs qui se développent avec des vitesses légèrement différentes, dans un milieu cependant homogène. Par la suite, en milieu optima, les larves issues de ces œufs ont une évolution comparable.

On vient envisager l'influence des principaux facteurs externes à chacune des étapes du cycle de *L. sericata*. Pour chacune de ces étapes, les expériences n'ont porté que sur des individus normaux dont le développement, de l'éclosion au début des expériences, s'est effectué dans des conditions optima.

Ce procédé d'expérimentation permet de tirer des conclusions nettes sur l'action spéciale des facteurs externes à chaque période particulière de la vie de l'Insecte.

1° Pendant toute la durée de la vie, du début du développement de l'œuf, jusqu'à la fin de la vie de l'adulte, le froid, inhibe les processus vitaux. Il en résulte une diapause qui se manifeste par un arrêt du développement auquel s'ajoute un arrêt de l'activité motrice de l'Insecte. Au delà d'une limite

thermique inférieure, l'Insecte meurt. Cette limite n'est pas une température fixe; elle est variable, d'un stade à l'autre; et, à un même stade, elle dépend de l'état physiologique de l'Insecte, ainsi que de l'état hygrométrique du milieu. A un même stade, et pour un même état physiologique, l'influence du froid est en relation avec la durée de son action.

2° La grande chaleur, sans paralyser totalement les échanges, ralentit considérablement le développement. A certains stades (stades prénymphal et imaginal), un excès de chaleur détermine la diapause.

La limite extrême de vie aux hautes températures peut varier selon le stade et, à un même stade, selon l'état physiologique des individus.

3° La sécheresse a, sur la croissance, une action aussi inhibitrice que le froid. Un certain degré de sécheresse entraîne inévitablement la diapause au stade prénymphal.

L'action de la sécheresse varie avec la température. Les perturbations qu'elle occasionne sont d'autant plus profondes que la température est plus élevée.

4° A tous les degrés de l'échelle thermique, un excès d'humidité a une action retardatrice sur le développement. Au stade prénymphal il détermine la diapause.

5° D'autres influences extérieures : pressions, milieux asphyxiques, écarts de régime, jeûne, etc., amènent également des perturbations dans l'évolution normale. Ici encore, pour chacun de ces facteurs, les perturbations causées à l'Insecte dépendent de l'intensité du facteur défavorable, de sa durée d'action, du stade et de l'état physiologique de l'organisme.

6° L'action particulière de chaque facteur externe pris isolément peut être considérablement modifiée : renversée, accrue ou diminuée, si elle s'exerce sur l'Insecte, non plus seule, mais associée avec l'action d'un autre facteur du milieu.

7° Lorsque l'action des facteurs externes n'a pas dépassé la limite de résistance de l'organisme, si l'Insecte est ramené dans des conditions optima, il peut : soit reprendre son développement et son activité interrompus, soit demeurer en diapause. Cette diapause plus ou moins durable paraîtrait sans relations aucunes avec les facteurs externes, si on ne connaissait l'évolution antérieure de l'Insecte.

8° A tous les stades, l'action des facteurs externes défavorables a une répercussion sur la marche ultérieure du développement. Tantôt cette répercussion se traduit uniquement par un retard de développement de valeur variable, tantôt elle se traduit par une diapause durable. Chez *Lucilia*, la diapause durable a lieu au stade prénymphal.

9° Même au stade prénymphal, l'action des facteurs externes, selon la phase de la période où ils agissent et selon leur durée et leur intensité, peuvent déterminer toute une gamme de réactions individuelles qui se traduisent, soit par une diapause qui cesse quand l'insecte est ramené en milieu favorable, soit par une diapause qui est suivie d'un simple retard du développement en milieu favorable. Par une série de gradations insensibles, ce retard, progressivement accru, aboutit à la diapause durable.

10° La mort est dans bien des cas l'issue de cette diapause durable si les conditions de milieu demeurent rigoureusement identiques, même si ces conditions sont les meilleures pour l'évolution des Insectes normaux.

11° Le froid associé à la sécheresse et parfois à l'humidité, la chaleur associée à la sécheresse, sont les groupements de facteurs les plus susceptibles de déterminer une diapause durable au stade prénymphal. Cette diapause n'est pas, en effet, limitée au temps d'action des facteurs défavorables, elle persiste lorsque les larves sont ramenées en milieu optimum.

VII

Recherches pour provoquer la diapause au stade prénymphal, par l'action de facteurs défavorables subis au cours des stades antérieurs.

C'est au stade prénymphal que *L. sericata* présente une diapause durable, nettement mise en évidence dans le chapitre précédent. Toutefois, cette diapause durable a été déterminée par des actions portant sur des larves saines, prises au début ou au

cours de leur vie prénymphale. Dans les conditions naturelles, il est rare, voire exceptionnel, qu'un ou plusieurs facteurs défavorables exercent leur influence uniquement à ce moment précis de l'évolution individuelle. Il est donc indispensable d'étudier expérimentalement le rôle exact d'un milieu défavorable subi pendant les périodes qui précèdent la prénymphose, et d'envisager les répercussions possibles, sinon probables, sur le cours de cette période.

Les expériences relatées dans le chapitre précédent montrent qu'une diapause persistante dans les conditions optima n'est pas obtenue chez *L. sericata* au cours de la vie embryonnaire, ni au cours de la croissance larvaire, car le développement reprend d'une manière plus ou moins normale, lorsque les conditions défavorables cessent d'agir sur l'Insecte. Cependant, lorsque l'Insecte a vécu dans un milieu défavorable pendant ces deux premiers stades de son cycle, il peut éprouver des perturbations qui ne sont pas immédiatement apparentes, mais qui se traduiront, à d'autres stades, par un état diapause. Les expériences concernant l'influence défavorable du milieu ont été exposées, lors de l'étude particulière de chaque stade, mais cette influence n'a été envisagée que quant à ses effets sur la durée même du stade. En ce qui concerne la répercussion de ces influences défavorables sur le stade prénymphal, il est superflu de revenir sur des détails expérimentaux. Un simple numéro de rappel permet de se reporter à l'expérience correspondante.

*
* *

I. — Influence d'une température défavorable lors du développement embryonnaire et sa répercussion sur le stade prénymphal.

1. — ACTION DU FROID.

Exp. 108 (suite des expériences 2 et 4, p. 51). — Les larves qui éclosent d'œufs qui ont subi un froid de 0° C. pendant 2 heures, ou de — 8° C. pendant 10 heures, effectuent une croissance normale dans les conditions optima à 29° C. Elles atteignent leur poids maximum dans un temps qui correspond à celui qui est nécessaire à la croissance des témoins.

Dans la période prénymphale qui suit, en milieu optimum, les larves en expérience ont des réactions normales et se nymphosent comme les témoins.

EXP. 109 (suite de l'expérience 3, p. 31). — Après un séjour de 48 heures à — 3° C., les œufs donnent des larves qui se comportent comme les précédentes.

En résumé, les œufs qui subissent temporairement une température au-dessous de 0° C. donnent des larves normales. Ainsi, l'action du froid sur les œufs n'a pas de répercussion sur le stade prénymphal.

2. — ACTION DE LA CHALEUR.

EXP. 110. — On a vu p. 27 que la vitesse du développement embryonnaire cessait de s'accroître au delà de 36° C., et même que, progressivement, la durée de ce développement devenait de plus en plus longue. Ainsi, de 10 h. 45 à 33° C., elle passe à 12 h. 30 à 40° C. (Tableau I).

Lors du développement à 40°, les éclosions se font d'une manière très irrégulière. Certaines larves éclosent après 12 h. 30 d'incubation, d'autres, issues de la même ponte, après 13 ou même 14 heures.

On voit que, dans ce cas, les éclosions s'effectuent dans des temps particuliers pour chaque larve. Dès leur éclosion, ces larves sont mises dans un milieu favorable. Elles s'alimentent d'une manière qui semble normale. La croissance est continue, cependant le poids maximum est acquis, avec un retard de plusieurs heures sur les témoins normaux. De plus, certaines larves du lot s'accroissent encore nettement moins vite que la majorité des autres.

Au cours de leur période prénymphale, ces larves ont des réactions individuelles différentes. Elles se nymphosent toutes, mais avec des retards variés sur les témoins. On observe donc une diapause, celle-ci est de courte durée, 1 à 2 jours seulement, à 29° C.

En résumé, un développement embryonnaire effectué à une température élevée et défavorable entraîne, d'une part, une crois-

sance continue, mais plus lente que la croissance normale, d'autre part, un léger arrêt de développement au cours de la période prénymphale. Ces conditions initiales défavorables accentuent en outre les variations individuelles dans l'évolution ultérieure des larves.

II. — Influence de l'état hygrométrique du milieu lors du développement embryonnaire et sa répercussion sur le stade prénymphal.

1. — ACTION DE LA SÉCHERESSE.

EXP. 111 (suite de l'expérience 6). — Lorsque le développement s'effectue en milieu desséché les éclosions sont également échelonnées. Au fur et à mesure des éclosions, les larves sont portées dans les conditions optima de croissance à 29° C.

La croissance s'effectue avec un retard de 10 à 12 heures. La période prénymphale a une durée variable selon les individus, mais toujours supérieure à la durée normale.

Le maximum de retard observé pour le temps de pupaison est de 3 à 4 jours.

La sécheresse subie au cours du développement embryonnaire entraîne un retard dans la croissance, et un retard plus net encore de la période prénymphale.

2. — ACTION D'UNE HUMIDITÉ EXCESSIVE.

EXP. 112 (suite de l'expérience 7). — Une humidité excessive subie au cours de l'incubation n'entraîne pas de variations dans la durée de la croissance, ni dans la durée de la période prénymphale.

III. — Influence d'un état physiologique anormal de l'œuf sur la marche ultérieure du développement.

EXP. 113. — Les œufs issus d'adultes mal nourris et ayant subi des séjours successifs à des températures très distantes l'une de l'autre (6° C. et 30° C.), incubés à 29°,5 C., éclosent avec un retard de 45 minutes environ, p. 54. A l'éclosion, les larves sont débiles. Leur croissance, dans les conditions optima, à 29° C. est irrégulière, certaines larves s'accroissant plus vite que d'autres. La période prénymphale dure également des

temps inégaux pour les diverses larves. Les premières pupes sont obtenues après un retard de 2 jours sur la durée normale du stade, les dernières après un retard de 5 jours.

Cette expérience montre que des larves, élevées dans les conditions les plus favorables au développement, mais issues de parents placés dans de mauvaises conditions de milieu, ou des larves provenant d'œufs normaux, mais dont le développement s'est effectué dans de mauvaises conditions de milieu, présentent une évolution plus longue que celle des larves normales. Ce retard porte à la fois sur la durée de la période de croissance et sur celle de la période prénymphale.

*
* *

I. — Influence de la température subie au cours du développement larvaire et sa répercussion sur la durée du stade prénymphal.

Le développement larvaire est effectué dans diverses conditions de milieu défavorables. En fin de croissance, les larves sont ramenées dans les conditions optima habituelles de la période prénymphale, à 29° C., où la durée normale du stade est de 53 heures environ.

1. — ACTION DES TEMPÉRATURES AU-DESSOUS DE L'OPTIMUM. — On obtient souvent, à des températures modérément basses, des temps de croissance beaucoup plus longs que ne l'indique la ligne théorique des vitesses; ce retard dans la croissance n'est pas lié uniquement à la température; il est aussi la conséquence de conditions d'alimentation défectueuses. Le maintien permanent d'un milieu nutritif optimum est, comme il a été déjà dit, difficile à réaliser dans ces conditions thermiques.

EXP. 114. — Pour des larves élevées à 14° C. jusqu'à la fin de la croissance, la durée de la période prénymphale à 29° est variable. Quelques pupes (3 à 4 0/0 environ) se forment au bout d'un temps normal, les dernières nymphoses s'observent avec un retard de 4 jours sur les témoins.

Si les larves sont maintenues à la température initiale de

l'élevage (14° C.), on observe une diapause de 3 à 4 semaines selon les divers individus.

En résumé, une température au-dessous de l'optimum pendant la croissance larvaire entraîne un retard dans l'apparition de la métamorphose. Dans certains cas, ce retard peut s'accroître et les larves entrent en diapause. Celle-ci est de longue durée si les conditions thermiques persistent. Les résultats sont de même nature lorsque la croissance s'effectue à une température voisine mais au-dessus du seuil de développement.

2 — ACTION D'UN SÉJOUR TEMPORAIRE A DES TEMPÉRATURES AU-DESSOUS DU SEUIL DE DÉVELOPPEMENT.

Exp. 115 (suite des expériences 9 à 13). — Après des séjours de durées diverses à des températures comprises entre 0° C. et le seuil de développement, les larves qui survivent à ces conditions thermiques défavorables peuvent reprendre leur croissance, sans qu'on puisse noter de perturbations vraiment importantes au cours de cette période. En fin de croissance, ces larves ont cependant des réactions variables. Selon les lots, 10 à 30 0/0 d'entre elles se nymphosent dans un temps voisin du temps normal, c'est-à-dire entre la 55^e et la 65^e heure. La plus grande partie des larves demeure au contraire un certain temps en diapause. L'issue de cette diapause est soit la mort soit la nymphose. La durée de cette diapause est variable selon les individus. Les dernières nymphes se forment environ 10 à 12 jours après la fin de la croissance. Les taux respectifs des larves qui se nymphosent et des larves qui meurent sont essentiellement variables. Ils sont liés à de faibles variations physiologiques individuelles chez les larves lors de leur exposition au froid.

En résumé, une croissance larvaire effectuée en totalité ou en partie à de basses températures entraîne parfois une diapause de durée variable au stade prénymphal.

3. — ACTION DES TEMPÉRATURES AU-DESSUS DE L'OPTIMUM THERMIQUE.

Exp. 116 (suite de l'expérience 14). — Des larves qui ont subi un séjour temporaire à 39° C., au cours de leur croissance

demeurent en grande partie en diapause pendant des temps individuellement variables au cours de leur période prénymphale. Le taux des individus qui demeurent en diapause et la durée de celle-ci sont en relation avec la durée du séjour antérieur à 39°, et avec la phase de la croissance lors de l'exposition à la chaleur.

Pour des larves qui ont subi un séjour de 5 heures à 39° C. après la 30^e heure de croissance à 29° C., et qui achèvent ensuite leur croissance à cette température initiale, on note les faits suivants : selon les lots, 2 à 15 0/0 de ces larves se nymphosent après une durée de période prénymphale normale. Le reste des lots se nymphose avec des retards variant entre quelques heures et 8 à 9 jours environ.

Si la température subie a été plus élevée, 40 ou 41° C., la durée de la diapause est plus grande, 8 à 12 jours dans les conditions optima.

En résumé, des températures au-dessus de l'optimum subies au cours de la période de croissance déterminent parfois une diapause durable au stade prénymphal.

4. — ACTION DES TEMPÉRATURES FLUCTUANTES.

Exp. 116^a (suite des expériences 14^a à 16). — Lorsque la croissance a eu lieu dans des conditions thermiques fluctuantes, dont les oscillations demeurent comprises dans le voisinage de la zone thermique optimum, la période prénymphale qui suit est normale.

Lorsque les oscillations thermiques sont comprises entre l'optimum et les températures voisines du seuil de développement, la durée de la période prénymphale n'est plus normale pour tous les individus. Selon la durée de séjour au froid, et selon le degré de température subi, on observe une diapause au stade prénymphal dont la durée maximum est de 2 à 6 jours selon les lots.

II. — Influence de l'état hygrométrique subi au cours du développement larvaire et sa répercussion sur la durée du stade prénymphal.

1. — ACTION DE LA SÉCHERESSE.

Exp. 117 (suite des expériences 19 et des sér. 3 des expé-

riences 21 à 24) — Les larves qui ont séjourné pendant un temps variable en milieu desséché, à différentes périodes de leur croissance, ont toujours une diapause de plus ou moins grande durée au cours de leur période prénymphale.

La diapause est alors en relation, avec la durée de l'exposition antérieure des larves à la sécheresse, avec la fréquence de cette exposition, ainsi qu'avec le stade larvaire qui a subi le dernier séjour en milieu desséché. La durée maximum de vie en diapause obtenue dans ces conditions s'observe lorsque les larves sont soumises à une période de sécheresse au 3^e stade larvaire (Exp. 23, sér. 3 et Exp. 24, sér. 3). Dans ces expériences des larves au 3^e stade sont respectivement exposées à 48 heures, et à 5 jours de sécheresse.

Les larves, qui résistent à ces conditions expérimentales et qui reprennent d'une manière plus ou moins régulière leur croissance interrompue, restent toutes en diapause au cours de la prénymphose, dans un milieu optimum. Si ces conditions de milieu demeurent constantes, la durée et l'issue de la diapause sont variables. Selon les lots, 0 à 20 0/0 environ de ces larves se nymphosent, après une durée de diapause qui oscille entre 1 et 6 jours. Les larves qui ne se nymphosent pas pendant ce laps de temps demeurent inévitablement en diapause et meurent dans des délais variables. Pour ces larves, la durée maximum de la diapause est 20 jours environ.

En résumé, lorsque la croissance s'effectue dans un milieu trop sec, on observe une diapause durable chez les larves au cours de la période prénymphale. L'issue de cette diapause est généralement la mort, si les larves sont maintenues dans des conditions qui sont optima pour des larves normales.

2. — ACTION D'UN EXCÈS D'HUMIDITÉ.

Exp. 118 (suite des expériences 21 à 24, sér. 1). — Des larves qui effectuent leur période de croissance en milieu très humide, ou qui ont une alimentation irrégulière accompagnée de séjours dans un milieu où l'atmosphère est saturée de vapeur d'eau, restent parfois en diapause au cours du stade prénymphal. Cette diapause est toujours de courte durée.

Ainsi, après avoir séjourné et s'être alimentées pendant toute leur croissance dans un milieu maintenu en permanence semi-liquide, les larves se nymphosent toujours avec un retard sur les témoins. Dans les conditions optima à 29° C. alors que la nymphose se produit normalement vers la 53^e heure, ce retard oscille entre 24 heures et 4 jours.

Dans ce cas, l'issue de la diapause est toujours la nymphose.

En résumé, lorsque la croissance a eu lieu dans un milieu trop humide, les larves demeurent en diapause pendant un temps très court au stade prénymphal. Ce bref retard peut cependant être considéré comme diapause, car, on peut observer, parmi les individus d'un même lot, toutes les gradations entre un simple et court retard de développement et une diapause nettement caractérisée.

III. — Influence d'un régime défectueux et répercussion sur la durée du stade prénymphal.

1. — ACTION D'UN MILIEU NUTRITIF DE MAUVAISE QUALITÉ. — On a vu (p. 64) qu'un régime défectueux prolonge la durée de la croissance. Ces conditions d'alimentation ont également une répercussion sur la durée du stade prénymphal.

Exp. 119. — Pendant toute leur période de croissance, à 29° C., les larves sont alimentées avec de la viande très décomposée. Ces larves arrivent cependant à effectuer complètement leur croissance et à atteindre le poids maximum habituel. Transportées ensuite, à la même température, dans les conditions optima de la période prénymphale, ces larves demeurent en diapause. Si les conditions de milieu demeurent stables on observe les faits suivants :

Au cours des 10 premiers jours, selon les lots, 5 à 30 0/0 de ces larves se nymphosent. Après ce délai, les larves qui ne se sont pas nymphosées demeurent en diapause jusqu'à leur mort.

Dans ces conditions expérimentales, la diapause est due à une double influence. D'une part, à la mauvaise nutrition : les larves digèrent mal des aliments en partie toxiques. D'autre part, chez les larves normales, cette période de digestion, qui est la première phase de la vie prénymphale, correspond à une

étape du cycle où le métabolisme est encore très intense, et où les larves perdent en particulier une assez grande quantité d'eau. Lors d'une prolongation de cette phase prénymphale, la quantité d'eau perdue dépasse la quantité normale, si bien qu'une fois la digestion terminée, les larves demeurent en diapause par suite d'insuffisance d'eau dans leur organisme.

En résumé, quelles que soient dans ce cas les causes secondaires de la diapause, l'alimentation défectueuse n'en demeure pas moins la cause originelle, c'est donc à elle qu'il faut attribuer cette diapause durable qui persiste d'une manière variable dans les conditions de milieu habituellement optima.

2. — ACTION DU JEÛNE (ALIMENTATION IRRÉGULIÈRE OU INSUFFISANTE). — Lorsque les larves sont arrivées à la fin de leur croissance, après avoir subi des périodes de jeûne successives, elles ne présentent généralement pas de diapause au cours de la période prénymphale, si ces périodes de jeûne ont été effectuées dans des conditions de température et d'humidité favorables.

Si les périodes de jeûne ont été effectuées dans un milieu défavorable, trop sec ou trop humide, les larves présentent une diapause variable au stade prénymphal. Cette diapause est semblable à celle qui vient d'être examinée plus haut.

Toutefois, on a vu (p. 75) que dans certains cas, le jeûne peut entraîner une nymphose qui survient avant que les larves aient atteint leur poids maximum. J'envisagerai donc ici la durée de la période prénymphale de ces larves en inanition.

Exp. 120. — Des larves prises vers la moitié du deuxième stade larvaire et maintenues sans nourriture dans des conditions optima effectuent leur deuxième mue, et une partie d'entre elles se nymphosent (10 à 20 0/0). La plus grande partie des individus persiste au stade larvaire et meurt après 8 à 10 jours de jeûne pendant lesquels les larves sont en diapause. Le temps compris entre le moment où les larves sont privées de nourriture et celui où on observe les premières pupes est de 72 à 96 heures à 29° C. A cette même température, la durée

de la période prénymphale est plus courte pour les larves normales (53 h. environ).

Exp. 121. — Des larves sont privées de nourriture vers la fin du 2^e stade larvaire. Les premières pupes apparaissent vers la 50^e heure environ. Le nombre des pupes est peu important (10 à 20 0/0). Ici encore, la plus grande partie des larves meurt après avoir vécu 8 à 15 jours en diapause.

Exp. 122. — Des larves sont privées de nourriture, tout de suite après leur 2^e mue, elles donnent parfois des pupes qui apparaissent après 48 heures de jeûne. Le nombre des larves qui se nymphosent est également très faible.

Exp. 123. — Si les larves sont privées de nourriture peu de temps avant l'obtention de leur poids maximum, elles ont une durée de vie prénymphale semblable à celle des témoins normaux.

Des expériences précédentes il résulte : d'une part (p. 75), que le jeûne peut déclencher une entrée prématurée des larves dans le stade prénymphal ; d'autre part, que la durée de cette période prénymphale prématurée est variable ; elle est en relation avec le stade des larves.

En effet, on peut noter : une prolongation sensible de cette période lorsque le jeûne survient au cours du 2^e stade larvaire ;
une légère abréviation de cette période lorsque les larves subissent le jeûne à la fin du 2^e stade larvaire et au début du 3^e ;
une durée normale de prénymphose lorsque le jeûne survient vers la fin de la croissance.

Il est indispensable de signaler que les larves qui subissent le jeûne au 2^e stade et au début du 3^e demeurent fréquemment en diapause. Le taux des larves qui se nymphosent, comme il vient d'être dit, est relativement faible. D'ailleurs, les conditions optima pour obtenir la métamorphose de ces larves en inanition ne sont pas les mêmes que les conditions optima normales. Le milieu doit être, en particulier, beaucoup plus humide. De plus, ces petites larves sont très sensibles aux fluctuations des facteurs externes autour de leur optimum. Le faible taux des

nymphoses observées et le taux important des larves qui demeurent en diapause est en relation plus étroite avec l'influence du milieu qu'avec celle de l'inanition.

Ainsi, la diapause de ces petites larves est, dans ses grandes lignes, comparable à la diapause des larves normales. Seuls, les taux respectifs des larves qui se nymphosent, ou qui meurent après des temps variés de diapause, sont différents.

Les larves qui entrent dans la période prénymphale à la suite du jeûne peuvent vivre en diapause comme les larves dont la croissance est terminée. La sensibilité de ces larves aux fluctuations du milieu est d'autant plus grande que l'état de croissance est moins avancé, lors de l'entrée dans la période prénymphale.

IV. — Influence de l'association de plusieurs facteurs défavorables subis au cours de la croissance et sa répercussion sur la période prénymphale. — Après ce qui précède, il semble inutile d'allonger encore cet exposé en donnant le détail des expériences faites pour mettre en évidence le rôle de l'action combinée de plusieurs facteurs défavorables subis pendant la croissance dans la détermination d'une diapause prénymphale. Je donnerai deux seuls exemples caractéristiques.

Exp. 124. — Des larves effectuent leur croissance, dans un milieu relativement sec, à une température de 15° C. Ramenées dans les conditions optima à 29° C., 2 à 6 0/0 de ces larves se nymphosent. Tout le reste des individus demeure en diapause. La mort est la seule issue de cette diapause si le milieu ne change pas. Elle survient après des durées de diapause variables, au maximum 16 jours.

Exp. 125. — Des larves effectuent leur croissance à 37° dans des conditions d'humidité insuffisantes. Ramenées à 29° C., dans les conditions d'humidité optima habituelles, ces larves entrent toutes en diapause. Ici encore la mort survient, sans que les larves se soient nymphosées. La durée maximum de diapause, dans ce cas, est de 10 à 15 jours selon les lots.

Toutes les expériences données dans la VII^e partie de ce chapitre montrent que les larves, qui ont vécu dans un milieu défavorable, demeurent parfois en diapause lorsqu'elles sont mises, dès les premières heures de vie prénymphale, dans les conditions qui sont habituellement les meilleures pour le développement à ce stade. Cette diapause cède parfois après un temps de séjour variable dans le milieu optimum, d'autres fois la nymphose est impossible et la diapause est suivie par la mort de la larve.

Des faits exposés dans la IV^e et VII^e parties de ce chapitre, il résulte qu'une diapause durable peut être provoquée par des facteurs qui agissent seulement au cours du stade prénymphal. Ces mêmes facteurs, agissant seulement au cours de la croissance, déterminent également une diapause durable au stade prénymphal. En conséquence, on peut supposer que la durée et la fréquence de la diapause persistante seront encore accrues si les larves subissent des conditions de milieu plus ou moins défavorables et de même sens; pendant toute la durée de leur développement embryonnaire, de leur croissance et partie de leur stade prénymphal. De telles conditions de milieu, voisines de celles qui se rencontrent dans le milieu extérieur naturel, seront envisagées dans la partie qui suit.

VIII

Expériences pour provoquer des diapauses semblables à celles qui se rencontrent dans les conditions naturelles. Hibernation et estivation expérimentales.

Les larves de *L. sericata* qui vivent en liberté présentent des diapauses de plus longue durée que celles qui sont généralement observées dans les conditions expérimentales précédentes. Suivant toute vraisemblance, pour les Mouches de nos régions, ces diapauses sont particulièrement liées aux températures basses et à l'humidité de l'automne, de l'hiver et du

début du printemps, ou à la chaleur et la sécheresse relative de l'été.

Pour un grand nombre de larves les diapauses durent, du milieu de septembre au milieu de mai, c'est-à-dire 8 mois.

Une série d'expériences faites au laboratoire ont consisté à provoquer des diapauses prolongées, aussi comparables que possible à celles qui se présentent dans les conditions naturelles.

Instruits par les résultats obtenus pour chaque stade isolé, il est facile de réaliser un milieu expérimental qui remplisse ces conditions. On sait en effet :

1° Qu'à tous les stades, la diapause est possible lorsque le milieu est défavorable au développement.

2° Que chaque facteur du milieu joue un rôle particulier, nettement précisé, sur le cours du développement de chaque stade de *L. sericata*.

3° Qu'il existe une période dans le cycle individuel de cette espèce (période prénymphale) où l'effet des facteurs défavorables persiste dans des conditions qui, normalement, rendraient l'évolution possible.

4° Que cette diapause durable peut être causée par de mauvaises conditions de milieu subies au cours du stade prénymphal seul, ou également par de mauvaises conditions subies aux deux stades antérieurs. Ces conditions sont réalisées dans les expériences qui suivent.

I. — Hibernation expérimentale.

1. — ACTION DE TEMPÉRATURES FLUCTUANTES, MOYENNES ET BASSES, ASSOCIÉES A DES CONDITIONS D'HUMIDITÉ, STABLES OU FLUCTUANTES, GÉNÉRALEMENT SUPÉRIEURES A L'OPTIMUM.

Exp. 126. — Des larves effectuent toute leur période de croissance à une température qui oscille entre 12° C. et 17° C., dans un milieu très humide.

Selon le rythme des variations thermiques, la durée de la période d'alimentation est de 2 à 3 semaines environ. La période prénymphale s'effectue à des températures alternantes. Tout d'abord 15° à 20° C. pendant 2 jours, puis des températures progressivement décroissantes, jusqu'à 6-10° C. Pendant toute la durée de cette chute thermique, qui dure 3 semaines, les

larves vivent en diapause dans du sable légèrement humide. A cette température les larves meurent après 5 à 6 semaines de diapause si les conditions hygrométriques restent constantes. La durée de la diapause est beaucoup plus longue si le milieu se dessèche peu à peu.

Exp. 127. — Si on maintient exactement les mêmes conditions thermiques que dans l'expérience précédente, mais si on soumet les larves à des conditions d'humidité fluctuantes : quelques jours de sécheresse avec retour dans le milieu humide, on obtient une mortalité bien moins rapide. Les larves demeurent en diapause. Elles peuvent encore être réactivées après 4 mois de vie ralentie.

Exp. 128. — Dans cette expérience, les conditions de température décroissante sont établies de la même manière que celles de l'expérience 126 ; mais, une fois la température de 6-10° C. atteinte, les larves n'y sont pas maintenues d'une manière constante. Ces conditions thermiques sont coupées par des séjours de 12 heures, ou parfois de 24 heures, à des températures de 12-14° C. Pendant toute la durée de leur exposition à ces conditions thermiques, les larves sont maintenues dans des conditions d'humidité fluctuantes (sécheresse et humidité, avec dominance d'humidité). Dans ce cas, les larves demeurent encore en diapause. La mortalité est peu importante, 3 mois après le début de l'expérience les larves reprennent leur développement interrompu si elles sont placées dans des conditions qui seront données plus loin.

Exp. 129. — Après une chute thermique progressive, les larves amenées à 6-10° C. ne sont pas maintenues d'une manière constante à cette température. Les larves sont soumises à des séjours périodiques à des températures de — 2 à + 4° C. — Si le milieu a été constamment humide, les larves succombent toutes. — Si les conditions hygrométriques ont été fluctuantes, avec cependant dominance du séjour en milieu humide, le taux de mortalité demeure important, mais une partie des larves subsiste : 10 à 25 0/0 environ. — Si les séjours à — 2 à + 4° C. coïncident avec les périodes de moindre humidité, le taux de

mortalité diminue : 30 à 50 0/0 environ des larves subsistent. — Les larves qui résistent à cette exposition répétée à un froid de -2° C. sont maintenues ensuite à $6-10^{\circ}$ C. La durée de leur diapause à cette température est également de 3 à 4 mois environ. Dans ces limites, elles peuvent encore être réactivées ; au delà de ces limites, la persistance des mêmes conditions de milieu amène la mort à l'état larvaire.

Les larves de ces divers lots, prélevées au cours de leur hibernation et ramenées dans les conditions optima pour le développement des larves normales, se nymphosent généralement toutes, mais avec des retards individuels variables.

2. — ACTION DE TEMPÉRATURES ALTERNANTES, MOYENNES ET BASSES, ASSOCIÉES A DES CONDITIONS HYGROMÉTRIQUES DÉFICITAIRES, STABLES OU FLUCTUANTES (SÉCHERESSE DOMINANTE). — Des larves élevées à une température fluctuante, les écarts thermiques oscillant entre 12 et 17° C., dans un milieu d'une humidité légèrement insuffisante, subissent, à la fin de leur croissance, diverses conditions de milieu qui sont données dans les quatre expériences suivantes.

Exp. 130. — A la fin de leur croissance, des larves s'enfouissent dans du sable sec, mais non desséché. Au cours des 15 premiers jours de vie prénymphale, la température est progressivement descendue à 6° C. A partir de ce moment, la température oscille entre 6 et 10° C.

Dans ces conditions, la durée de la diapause est de 3 à 5 mois. Dès le 3^e mois, quelques-unes de ces larves meurent. Si les conditions de milieu demeurent stables toutes les larves disparaissent au cours du 5^e mois.

Exp. 131. — Si on maintient les larves dans les mêmes conditions thermiques (6 à 10° C.), mais si tous les 8 à 10 jours on humidifie très légèrement le sable où les larves sont enfouies, la diapause est de plus longue durée que dans le cas de l'expérience 130 : 4 mois à 5 mois $1/2$ environ. Les larves sont surtout moins fragiles que les précédentes. Le taux de la mortalité ne devient important qu'au bout du 4^e mois,

EXP. 132. — Si on maintient les mêmes conditions hygrométriques que dans l'expérience précédente, mais si on coupe, tous les 8 ou 10 jours, le séjour à 6-10° C. par un séjour de 24 à 48 heures à 10-12° C., la durée de la diapause obtenue est plus grande encore que dans les cas précédents : 3 à 7 mois environ. La majorité des larves meurt au cours des 6^e et 7^e mois.

EXP. 133. — Si le séjour à 6-10° C. est coupé par quelques séjours à — 2 à + 4° C., et si les larves, au cours de cette hibernation artificielle, sont maintenues dans un milieu relativement sec, la durée de la diapause demeure à peu près égale à celle des larves de l'expérience précédente : 3 à 7 mois ; seule la courbe de mortalité change, car chaque exposition à une température au-dessous de 0° C. entraîne la mort de quelques individus, 3 à 5 0/0 environ.

Des larves de ces divers lots, ramenées, au cours de leur hibernation, dans un milieu optimum, à 29° C., ont des comportements variés. Quelques-unes se nymphosent dès les premières heures de séjour en milieu favorable. D'autres se nymphosent avec des retards variables, mais n'excédant pas 3 à 4 jours. D'autres, enfin, demeurent en diapause. Si les conditions de milieu ne changent pas, la diapause persiste jusqu'à la mort. Dans ce cas, la durée de cette diapause larvaire est de 1 à 2 semaines au maximum.

Les proportions relatives de ces diverses catégories de larves varient considérablement selon les lots. Pour certains lots, dont le transport en milieu optimum a lieu, alors que les larves hivernent en milieu sec, le taux des larves qui se nymphosent est insignifiant, 2 à 10 0/0 au maximum ; la presque totalité des larves demeurent en diapause à 29° C.

Il résulte de ce qui précède, que si on réalise des conditions expérimentales voisines de celles qui occasionnent l'hibernation dans la nature, on détermine une hibernation larvaire — une diapause de longue durée. Cette diapause persiste tant que les conditions défavorables sont maintenues. Dans certains cas, cette diapause cède lorsque les larves sont ramenées dans un milieu favorable. Dans d'autres cas, cette diapause persiste par-

fois jusqu'à la mort, malgré un séjour prolongé dans les conditions les plus favorables à un développement normal.

II. — Estivation expérimentale.

1. — ACTION DE TEMPÉRATURES MOYENNES ET ÉLEVÉES, ASSOCIÉES A DES CONDITIONS HYGROMÉTRIQUES INSUFFISANTES. — Ces expériences tendent à réaliser les conditions qui se présentent parfois dans la période la plus chaude et la plus sèche de l'été, où la température diurne est très fréquemment de 30 à 35° au soleil.

EXP. 134. — Les larves effectuent leur période de croissance à une température fluctuante qui oscille entre 15° et 35° C. Les conditions hygrométriques du milieu sont au-dessous de l'optimum.

La durée de la croissance est de 5 à 8 jours et dépend du rythme thermique et du degré d'humidité. Les larves arrivent difficilement au poids maximum habituel, elles s'enterrent spontanément dans le sable sec qui est mis dans la cage d'élevage.

Si toutes les conditions de milieu sont maintenues, les larves demeurent en diapause pendant 5 à 8 semaines et meurent presque toutes sans se nymphoser. Au cours de leur diapause, ces larves peuvent être réactivées par des conditions de milieu appropriées qui seront envisagées plus loin.

EXP. 135. — Si des larves semblables aux précédentes sont laissées d'une manière constante à une température qui oscille entre 15° et 17° C., les larves demeurent en diapause 1, 2 et même 3 mois, et, à l'exclusion de quelques rares exceptions, meurent sans se nymphoser, si elles ne sont mises dans des conditions réactivantes spéciales.

EXP. 136. — Si, au cours de leur diapause estivale, des larves semblables aux précédentes sont maintenues à 15-17° C., mais dans des conditions hygrométriques fluctuantes, avec dominance des phases de sécheresse, la diapause peut durer 3 à 4 mois. Toutefois, à chaque période de séjour en milieu humide quelques larves se nymphosent. Le taux de ces larves est relativement faible : 5 à 25 0/0 au cours de 3 mois de diapause.

Ramenés à une température constante de 29° C., dans des

conditions hygrométriques favorables aux larves saines, divers lots de ces larves estivantes persistent en diapause et meurent dans des délais très courts, 2 à 7 jours ; exception faite de quelques-unes des larves (5 à 20 0/0) qui estivent dans des conditions hygrométriques fluctuantes et qui se nymphosent. La réactivation, comme il a été dit plus haut, ne peut être provoquée que dans des conditions de milieu particulières.

On peut donc expérimentalement obtenir une diapause semblable à l'estivation. Cette diapause peut durer de 3 à 4 mois. Elle persiste lorsque les larves sont portées dans les conditions optima favorables au développement normal. La réactivation n'est possible que dans des conditions autres que l'optimum habituel.

CHAPITRE V

RUPTURE DE LA DIAPAUSE CHEZ LES LARVES DE *L. SERICATA*

La rupture des diapauses provoquées au cours du développement embryonnaire, de la période de croissance, de la nymphe ou de la vie de l'adulte, par l'action des facteurs externes est très facile. A tous ces stades, l'influence d'un milieu favorable déclenche rapidement la reprise du développement. Par contre, on a vu, dans les chapitres précédents, qu'une diapause au stade prénympheal, bien que déterminée par des actions extérieures défavorables, ne cédait pas, ou peu, lorsque les conditions inhibitrices étaient supprimées. Dans ce chapitre j'exposerai les conditions diverses susceptibles de provoquer la reprise du développement au cours de cette diapause prénympheale durable.

L'analyse expérimentale de la rupture de la diapause durable doit porter sur plusieurs points.

1° Cette rupture est-elle possible ?

2° Dans l'affirmative, quelle relation existe-t-il entre les conditions qui déclenchent la reprise du développement et celles qui ont provoqué la diapause ?

3° Quelle relation existe-t-il entre la difficulté d'obtenir la rupture de la diapause et sa durée préalable ?

4° Quand la diapause est rompue, le développement qui suit est-il comparable à celui des larves normales placées dans les mêmes conditions, ou placées dans les conditions optima ?

Quand on observe des élevages de *L. sericata* conduits sans précautions particulières, et qu'on les dépose sur du sable, à la température du laboratoire, une fois la croissance terminée, on remarque que les larves, tout en ayant vécu dans des conditions qui semblent identiques pour chacune d'elles, présentent des réactions individuelles diverses.

Entre le 5^e et le 6^e jour, quelques pupes se forment. Celles-ci correspondent à des larves qui ont eu une période prénymphale d'une durée normale pour les conditions thermiques subies (16 à 21° C.). Pendant les deux jours qui suivent l'apparition de ces premières pupes, on observe la nymphose progressive de 40 à 50 0/0 des individus. Après ce temps, le chiffre journalier des larves qui se nymphosent devient de moins en moins élevé. Après 12 jours d'observation, le dénombrement des individus qui persistent au stade larvaire, en diapause, est de 20 à 30 0/0, selon les lots. Si on continue à laisser ces larves dans les mêmes conditions, c'est-à-dire à la température ordinaire, 16-22° C., dans des conditions hygrométriques variables, on voit que, peu à peu, la presque totalité de ces larves en diapause se nymphose dans un délai de 4 à 5 semaines. Il existe donc, dans les larves ou en dehors d'elles, des facteurs qui amènent la reprise des processus évolutifs. La recherche de ces facteurs ne peut être faite au hasard. En effet, si on prélève quelques larves semblables à celles des lots, cités plus haut, et si on fait agir sur elles, les facteurs thermiques ou hygrométriques, on obtient des résultats généralement contradictoires. Certains individus se nymphosent immédiatement sous l'une ou l'autre de ces influences extérieures, d'autres, au contraire, demeurent irrémédiablement en diapause, jusqu'à la mort.

Pour chercher les causes qui occasionnent la rupture de la diapause, il est donc indispensable d'agir sur des lots homogènes, c'est-à-dire sur des larves, dont les états physiologiques soient aussi voisins que possible les uns des autres. Il faut, par conséquent, utiliser des larves dont le passé soit exactement connu.

Comme l'ont montré les recherches précédentes, on peut connaître d'une manière très précise l'origine d'une diapause, c'est-à-dire :

- 1° le ou les facteurs qui l'ont provoquée ;
- 2° le stade évolutif où les influences inhibitrices ont agi ;
- 3° la durée exacte de la diapause au moment où on cherche à la rompre.

I

Rupture de la diapause durable.
Relations entre les causes déterminantes
de la diapause et les facteurs qui provoquent
la reprise du développement.

I. — Diapause durable provoquée par l'action d'un seul facteur externe défavorable.

1. — RUPTURE DE LA DIAPAUSE DURABLE CAUSÉE PAR L'ACTION DES TEMPÉRATURES AU-DESSOUS DE L'OPTIMUM, SUBIES, SOIT AU COURS DE LA CROISSANCE LARVAIRE, SOIT AU COURS DE LA PREMIÈRE PHASE DE LA PÉRIODE PRÉNYMPHALE. — Si on se reporte, en particulier, aux expériences, 28 à 30, 114 et 115, on voit que l'action du froid, à ces périodes du développement, occasionne une diapause prénymphale qui ne cède généralement pas à l'élévation brusque ou progressive de la température, et se termine par la mort après retour dans les conditions thermiques et hygrométriques optima.

Exp. 137. — Les larves en diapause sont mises à une température de 20-22° C., dans un milieu humide. L'humidité est maintenue constante par des fragments de coton hydrophile imbibé d'eau. Au début de leur séjour, et en dépit de la température relativement élevée, ces larves demeurent inactives. Si on cherche à provoquer une reprise de l'activité par des excitations diverses, soit par des actions mécaniques, soit par l'action moins brutale de la lumière, on voit ces larves se mettre en mouvement et reprendre progressivement leur comportement habituel. Elles fuient, en particulier, la lumière et s'enfoncent à l'intérieur des fragments de coton humide. Tout en reprenant leur activité, elles digèrent peu à peu les derniers aliments ingérés, entrent dans la deuxième phase prénymphale et, après 7 à 8 jours de séjour dans ce milieu, 60 0/0 environ de ces larves se nymphosent, 30 0/0 environ meurent, le reste des lots persiste à l'état de diapause.

EXP. 138. — Si les larves en diapause sont maintenues pendant 2 à 3 jours dans les conditions de milieu de l'expérience précédente, puis transportées ensuite à 29° C., dans un milieu humide, la rupture de la diapause est plus rapide ; le nombre des larves qui se nymphosent est plus grand : 70 à 75 0/0. La presque totalité des larves qui ne se nymphosent pas meurent sans avoir repris leur activité.

Remarques. — Si la diapause a été occasionnée par l'action de températures voisines du seuil de développement, subies à diverses périodes de la croissance et du début de la vie pré-nymphale, sa rupture est relativement facile, et toutes les larves reprennent leur développement à la suite des conditions mentionnées plus haut.

Si la diapause a été occasionnée par l'action de températures voisines de 0° C., la rupture est plus difficile ; le chiffre des larves qui se nymphosent rapidement est variable, mais relativement faible. Une grande partie des individus reprennent lentement leur activité. Dans ce dernier cas, les conditions extérieures et le temps de séjour dans le milieu favorable jouent donc un rôle dans la rupture de la diapause. J'insiste sur le fait que de telles larves meurent généralement toutes en diapause quand, au lieu d'être maintenues dans les conditions thermiques et hygrométriques précédentes, elles séjournent dans les conditions optima favorables au développement des larves normales.

On a vu (exp. 26, 31 à 34), que les larves qui subissent l'action du froid au cours de la 2^e phase de la vie pré-nymphale peuvent, dans certains cas, se nymphoser avec une légère accélération de développement (exp. 26), dans d'autres cas, présenter une diapause de durée variable mais généralement courte.

EXP. 139. — Si des larves qui ont subi l'action du froid au cours de la 2^e phase pré-nymphale sont transportées, non dans les conditions optima habituelles, mais à une température optimum et dans un milieu relativement humide, elles se nymphosent presque toutes, ou toutes, très rapidement, quelle que soit la durée de la diapause avant la mise en expérience.

En résumé, une diapause occasionnée par l'action du froid cède rapidement, dans certains cas, à l'action d'un milieu chaud et humide. Dans d'autres cas, au contraire, la diapause est rompue par l'action plus ou moins prolongée d'une température moyenne et d'un milieu humide, à laquelle s'ajoutent ou non des actions plus complexes : chocs thermiques et excitations extérieures diverses.

2. — RUPTURE DE LA DIAPAUSE DURABLE OCCASIONNÉE PAR L'ACTION DES TEMPÉRATURES AU-DESSUS DE L'OPTIMUM SUBIES, SOIT AU COURS DE LA CROISSANCE, SOIT AU COURS DE LA VIE PRÉNYMPHALE. — On peut déterminer une diapause durable en faisant agir une température excessive à diverses phases de la vie larvaire (Exp. 39 à 42 et 116). L'issue de cette diapause est très souvent la mort dans les conditions de milieu normalement optima.

Exp. 140. — Quand, au lieu de ramener à la température initiale de l'élevage (29° C.) des larves qui ont subi une chaleur excessive, on les ramène peu à peu à une température de 18-20° C., le taux de la mortalité des larves est variable ; il est en relation avec la durée du séjour en milieu défavorable et avec le degré de température excessive subie. Ce taux de mortalité peut être nul pour les larves qui persistent en diapause à la suite d'un séjour de quelques heures à 38° C. (Exp. 38) ; il peut atteindre 10 à 70 0/0 dans les lots de larves en diapause à la suite d'une exposition de durée variable à 40°. (Exp. 40-41). Le reste des larves se nymphose après un temps variable de séjour à 18° C. Les premières pupes apparaissent vers le 8^e jour, les dernières, deux à trois semaines après leur transport à 18° C. Ces variations individuelles sont relativement faibles si on tient compte de la lenteur du développement à cette température.

Exp. 141. — Lorsque, dès le début de l'expérience, la température est progressivement abaissée de 38 ou 40° C. à 12° C., et si les larves sont maintenues pendant 15 jours à cette température, puis ramenées à 29° C., dans les conditions d'humidité qui dépassent légèrement l'optimum habituel, elles se nymphosent rapidement avec des retards individuels peu importants.

Ces expériences montrent qu'une diapause, occasionnée par une chaleur excessive, peut être rompue par un séjour à des températures au-dessous de l'optimum, suivi ou non d'un retour à des conditions voisines de l'optimum, de développement des larves normales. Si la diapause est rompue par l'action seule d'une température modérée, le temps de séjour joue également un rôle dans la rupture de la diapause.

3. — RUPTURE DE LA DIAPAUSE DURABLE OCCASIONNÉE PAR L'ACTION DE LA SÉCHERESSE SUBIE, SOIT AU COURS DE LA CROISSANCE, SOIT AU COURS DE LA VIE PRÉNYMPHALE.

Exp. 142. — Une diapause qui vient de s'installer, et dont l'origine est liée à des conditions hygrométriques très légèrement au-dessous de l'optimum, se termine généralement par la mort des larves, quand les conditions de milieu sont les conditions optima habituelles. Cependant, cette diapause peut être rompue à la suite d'un ou de plusieurs chocs thermiques, par exemple à la suite d'un transport à 15° C. pendant quelques heures, et d'un retour brusque aux conditions optima. Elle peut parfois être également rompue à la suite d'excitations mécaniques diverses qui entraînent une reprise des mouvements des larves.

Dans la majorité des cas, une diapause plus ou moins prolongée due à une sécheresse plus ou moins accentuée ne cède pas aux moyens de rupture précédents. Les larves demeurent en diapause jusqu'à leur mort (Exp. 43 à 46 et 117).

Exp. 143. — Des larves qui sont dans un milieu optimum à 29° C. et y vivent en diapause, à la suite d'un séjour antérieur dans un milieu desséché, sont transportées à la même température, mais dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau.

Dans ces nouvelles conditions d'humidité, la diapause est rompue pour une partie des larves. Selon les lots, 30 0/0 environ se nymphosent après 48 heures de séjour dans le nouveau milieu, 10 à 15 0/0 dans les 2 ou 3 jours qui suivent. Le reste des larves demeure en diapause.

Quand les larves sont soumises à ces conditions de milieu après un temps de vie en diapause supérieur à 2 semaines, la diapause cède moins facilement que celle des larves envisa-

gées plus haut. Elles sont moins nombreuses et plus longues à se nymphoser.

Dans un cas comme dans l'autre, si le reliquat des larves en diapause demeure à 29° C. et dans l'atmosphère saturée de vapeur d'eau pendant 10 à 15 jours, on observe quelques nymphoses tardives (20 à 30 0/0 du reliquat) et la mort de la plus grande partie des individus.

Exp. 144. — Des larves sont en diapause à la suite de l'action de la sécheresse. Placées pendant plusieurs jours à 29° C., dans le milieu optimum, elles demeurent en diapause. Tout en restant à cette même température, elles sont mises en présence d'eau libre. Celle-ci est donnée dans des fragments de coton hydrophile qui sont introduits dans les récipients d'élevage. Très rapidement les larves, qui étaient immobiles, reprennent leurs mouvements, elles se dirigent vers le coton, à l'intérieur duquel elles pénètrent.

Après 24 heures de séjour dans ces conditions, les larves sont prélevées et ramenées dans les conditions optima habituelles. Dans ce nouveau milieu, quelques larves se nymphosent dans un délai souvent très bref, 3 à 4 heures, parfois moins. Les temps nécessaires pour obtenir la nymphose du reste des larves sont différents. Environ 90 0/0 des larves sont nymphosées dans les 24 à 30 heures qui suivent le retour aux conditions optima. Environ 10 0/0 des larves meurent au cours de leur séjour dans le milieu humide.

Exp. 145. — Les larves qui restent en diapause à la suite des conditions expérimentales précédentes (exp. 143) sont prélevées, après 3 jours de séjour dans le milieu où l'air seul est saturé de vapeur d'eau, et mises en contact avec du coton hydrophile imbibé d'eau. Dans ce cas encore, les larves pénètrent à l'intérieur du coton et se nymphosent presque toutes, quand on les ramène aux conditions optima des larves normales.

Exp. 146. — Des larves en diapause par l'action de la sécheresse, et maintenues à 29° C., dans les conditions optima des larves normales jusqu'à l'extrême limite de leur résistance,

sont maintenues à la même température, mais dans un milieu de plus en plus humide.

Lorsque l'air du récipient est saturé de vapeur d'eau, on y introduit du coton hydrophile imbibé d'eau. Les larves gardent leur immobilité ; seules quelques-unes (10 à 12 0/0) reprennent leur activité après 2 ou 3 heures de séjour en milieu humide. Le reste des larves est alors dispersé à la surface du coton. Après 12 heures de séjour dans ces conditions, on observe les faits suivants :

10 à 20 0/0 des larves sont mortes à la suite du changement de milieu.

0 à 15 0/0 environ sont demeurées en diapause (la nymphose étant empêchée par une trop intense hydratation se produit seulement lorsque le milieu se dessèche).

Le reste des lots se nymphose. Les premières pupes apparaissent déjà 5 à 6 heures après le transport en milieu humide. Les dernières pupes, après 20 à 24 heures de séjour dans ce nouveau milieu.

EXP. 147. — A 29° C., après un temps de diapause variable, mais ne dépassant pas 2 à 3 semaines, les larves sont transportées à 15° C., laissées plusieurs jours à cette température, à la suite de quoi elles sont ramenées en milieu humide. La reprise de l'activité est alors très rapide, les larves pénètrent dans le coton humide et, 12 à 20 heures après le début de leur séjour dans ces conditions thermiques et hygrométriques, 80 à 90 0/0 des larves se sont nymphosées, 10 à 20 0/0 des larves demeurent cependant en diapause. Comme dans le cas précédent, quelques larves s'hydratent d'une manière trop intense. Leur nymphose se produit alors dans les conditions optima habituelles c'est-à-dire dans un milieu relativement sec.

Dans ces diverses expériences, quelques larves meurent lors de leur transport en milieu humide. Ces larves sont celles qui étaient à l'extrême limite de leur diapause, c'est-à-dire à l'extrême limite de leur résistance aux conditions de milieu qui leur étaient défavorables. D'autres larves demeurent en dia-

pause, mais après avoir repris temporairement leur activité lors de leur transport en milieu humide. Ces dernières sont soumises à diverses conditions expérimentales afin de rechercher la cause de leur diapause persistante.

EXP. 148. — Des larves qui demeurent en diapause, après avoir passé plusieurs jours dans les conditions d'humidité données plus haut, ont cependant, lors de leur transport du milieu sec en milieu humide, les mêmes réactions que les larves du même lot qui se nymphosent. Si ces larves sont maintenues dans les conditions hygrométriques qui ont rompu la diapause des larves voisines, on remarque que la durée ultérieure du séjour ne joue plus aucun rôle. Les larves, après avoir été momentanément réactivées, retombent en diapause au contact persistant de l'humidité. Elles demeurent ainsi dans une nouvelle diapause, qui est suivie de la mort, si le milieu reste humide. Si ces larves sont transportées, au cours de leur deuxième phase de diapause, dans les conditions optima du développement des larves normales, c'est-à-dire dans un milieu relativement sec, elles se nymphosent toutes très rapidement.

Ces larves étaient dans un état de diapause initial, causé par la sécheresse ; cette diapause a été rompue par le séjour en milieu humide, mais ces larves, dont les tissus étaient très déshydratés, ont dépassé l'équilibre interne optimum, susceptible de favoriser la nymphose, et elles sont retombées dans une deuxième diapause, due cette fois à un excès d'humidité. Cette modalité de diapause est en effet rompue par un séjour bref dans un milieu plus sec.

En résumé, une diapause durable causée par la sécheresse peut être rompue par des actions extérieures diverses. Celles-ci varient selon la tenacité de la diapause, c'est-à-dire selon l'intensité de la sécheresse qui l'a occasionnée et selon la durée de vie larvaire en diapause, avant le séjour dans le milieu susceptible de déterminer la réactivation du développement.

Lorsque la diapause a été causée par une sécheresse peu intense, et lorsque la durée de la diapause a été courte, de simples écarts thermiques peuvent parfois la rompre.

Lorsque la diapause a été causée par une sécheresse peu

intense, mais lorsque la durée de la diapause a été assez longue, un séjour dans un milieu où l'air est saturé de vapeur d'eau, associé ou non à un choc thermique, peuvent souvent réactiver le développement.

Lorsque la diapause a été causée par l'action d'une sécheresse intense, ou lorsque la durée de la diapause a été très longue, la larve doit absorber de l'eau pour pouvoir reprendre son activité et son développement. Un choc thermique, associé à ces conditions hygrométriques, déclenche une reprise plus rapide et plus régulière de l'évolution de l'Insecte.

4. — RUPTURE DE LA DIAPAUSE OCCASIONNÉE PAR L'ACTION D'UNE HUMIDITÉ EXCESSIVE SUBIE, SOIT AU COURS DE LA CROISSANCE, SOIT AU COURS DE LA PÉRIODE PRÉNYMPHALE. — Les expériences 47 et 118 ont montré que l'excès d'humidité, lorsqu'il est associé à une température optimum, ne détermine pas de diapause vraiment durable. Les larves qui ont subi un séjour variable dans ces conditions hygrométriques, qui inhibent cependant le développement, reprennent leur évolution avec un retard de faible amplitude, lorsqu'elles sont ramenées dans les conditions favorables normales.

Après un séjour prolongé dans un milieu trop humide, ce retard peut cependant atteindre parfois 2 à 3 jours (Exp. 47.) Si on transporte brusquement les larves dans un milieu desséché, afin de chercher à diminuer ce retard, on n'obtient généralement pas une nymphose plus rapide; au contraire, en milieu desséché, une partie de ces larves entre en diapause durable, due cette fois à la sécheresse.

Un passage progressif dans un milieu sec diminue ce retard. La métamorphose survient alors dans un délai presque normal.

Donc, des larves, qui ont eu leur développement interrompu par l'action d'un milieu trop humide, présentent un léger retard dans leur développement, lors de leur retour dans un milieu favorable. Ce retard ne peut généralement pas être diminué par un passage brusque dans un milieu desséché, seul un passage progressif dans un milieu sec favorise l'apparition normale de la nymphose.

5. — RUPTURE DE LA DIAPAUSE DURABLE OCCASIONNÉE PAR L'ACTION D'UN MILIEU TOXIQUE OU D'UN DÉBUT D'ASPHYXIE SUBI AU COURS DE LA CROISSANCE OU DE LA PÉRIODE PRÉNYMPHALE. — Lorsque les larves sont en diapause dans un milieu surchargé de gaz carbonique, elles reprennent rapidement leur évolution lors du retour dans un milieu normal, si le séjour dans les conditions défavorables a été de courte durée. Par contre, si le séjour dans le milieu nuisible a été prolongé on observe une diapause durable (Exp. 48). Il en est de même lorsque les larves ont vécu dans un milieu toxique ou reçu une alimentation défectueuse (Exp. 119), ou lorsqu'elles ont subi un début d'asphyxie à la première phase de la période prénympheale (Exp. 49).

Exp. 149. — A la suite d'un séjour dans un milieu asphyxique, des larves entrent en diapause et persistent dans cet état, en dépit d'un séjour dans un milieu normal, à 29° C, et dans des conditions d'humidité optima. De plus, elles ne reprennent généralement pas leur activité lorsqu'elles sont mises dans d'autres conditions hygrométriques à 29° C. Quand la température reste élevée ces larves meurent sans que leur diapause ait été rompue. Par contre, si elles séjournent pendant 2 à 3 semaines à 15-20° C., dans un milieu légèrement humide, une partie d'entre elles se nymphosent lors d'une brusque élévation thermique. Celles qui ne reprennent pas leur développement à la suite de ces modifications de milieu peuvent cependant être réactivées par des excitants variés (soit par des excitants mécaniques, soit par l'action d'une lumière vive), qui provoquent, en particulier, la reprise de l'activité motrice.

Exp. 150. — L'expérience suivante met en évidence l'influence des excitations sur la rupture de la diapause causée par des troubles de la fonction respiratoire. Une vingtaine de larves sont mises dans un tube de 4 centimètres de diamètre, dans lequel on fait le vide avec une trompe à eau. Lorsque l'air est raréfié, les larves sont plaquées au fond du tube et adhèrent les unes aux autres. Elles séjournent dans ces conditions une demi-heure environ, à la suite de quoi on fait rentrer l'air dans le tube. Les larves restent cependant immobiles, gardant la posi-

tion qu'elles avaient prise au cours de l'expérience, et peuvent ainsi rester en diapause pendant plusieurs semaines.

Il en est tout autrement si, dès la fin de l'expérience, on provoque l'activité des larves par des piqûres ou par des traumatismes variés, ou si on détermine la mise en mouvement par l'action de la lumière. L'agitation temporaire déterminée par des interventions, mécaniques ou autres, favorisent la rentrée de l'air dans les trachées. En multipliant ces excitations, on détermine peu à peu la reprise normale de la locomotion et, parallèlement, la reprise de la fonction respiratoire. Ces larves se nymphosent alors normalement. Les larves témoins, laissées en diapause au fond des tubes, meurent si aucune condition semblable aux précédentes n'intervient.

Exp. 151. — Si la diapause est causée par une alimentation défectueuse, un grand nombre de larves meurent sans reprendre leur développement, malgré un séjour dans les conditions optima habituelles. Dans ce cas, pour rendre possible la reprise du développement, les larves doivent séjourner à une température constante ou variable (mais comprise dans l'échelle des températures favorables) et dans un milieu relativement humide, à la suite de quoi la diapause est rompue. Après un séjour de quelques jours dans ces conditions, on peut arriver à activer la nymphose, en faisant subir aux larves un ou plusieurs chocs thermiques, ou en provoquant une reprise d'activité par des excitations diverses. Ainsi, ces larves en diapause séjournent à 20-25° C. en milieu humide pendant 4 jours, ensuite, 24 heures à 12° C. Ramenées à 29° C. dans le milieu optimum pour les larves normales, elles se nymphosent dans un délai de 10 à 48 heures, selon les individus.

On remarque également que, d'une part, plus l'alimentation a été défectueuse, plus cette diapause est difficile à rompre.

D'autre part, plus la durée de vie en diapause en milieu humide ou dans des conditions thermiques au-dessous de l'optimum a été prolongée, plus la rupture de cette diapause est facile.

En résumé, la diapause causée par l'action de milieux plus ou moins toxiques et celle causée par un début d'asphyxie,

peuvent être rompues par un séjour dans un milieu plus ou moins humide. Le facteur temps joue également un rôle dans la rupture de ces diapauses. En dernier lieu, les excitations diverses, ou les chocs thermiques, activent la reprise du développement.

II. — Diapause durable provoquée par l'association de deux ou plusieurs facteurs défavorables.

1. — RUPTURE D'UNE DIAPAUSE PROVOQUÉE PAR LE FROID ET LA SÉCHERESSE. — Les larves, en diapause dans ces conditions de milieu (Exp. 53 à 55), demeurent encore en diapause, généralement jusqu'à la mort, dans un milieu optimum. Il est possible de provoquer la rupture d'une telle diapause par des séjours dans des milieux variés. On peut distinguer, dans l'ensemble, deux catégories parmi ces larves en diapause : celles qui ont subi un froid sec plus ou moins intense au cours de la deuxième phase de la vie prénymphale ; celles qui ont subi les mêmes influences au cours de la première phase de la vie prénymphale, ou à la fin de la croissance larvaire.

Exp. 152. — Des larves, en diapause depuis une dizaine de jours, à 29° C., à la suite d'un séjour au froid sec subi pendant la deuxième phase de la vie prénymphale sont maintenues à la même température, mais sur du coton humidifié. La totalité des larves est immédiatement réactivée. La nymphose survient dans un délai de 2 à 24 heures environ.

Exp. 153. — Après 3 semaines de diapause à 29° C. des larves, semblables aux précédentes, sont maintenues à 29° C. sur du coton humidifié. Elles ne reprennent pas toutes leur développement et, parmi celles qui le reprennent, certaines peuvent retomber en diapause après une réactivation temporaire. On a, dans l'ensemble, des résultats voisins de ceux des expériences 145 et 146. Seuls les taux respectifs de ces diverses larves sont différents.

2 à 10 0/0 environ des larves meurent, 10 à 15 0/0 des larves demeurent en diapause, le reste des lots se nymphose.

Dans ce cas, ces larves qui demeurent en diapause ont le même comportement que celles de l'expérience 147. Leur

hydratation trop abondante provoque une deuxième diapause. Ces larves se nymphosent toutes, lors d'un bref séjour dans un milieu optimum normal.

EXP. 154. — Des larves en diapause depuis une dizaine de jours à 29° C., à la suite d'un séjour dans un milieu froid et sec subi au cours de la première phase de la vie prénymphale, sont maintenues à 29° C., mais portées sur du coton humide.

Toutes ne reprennent pas leur activité. 0 à 10 0/0 environ meurent dans ce nouveau milieu. Celles qui persistent sont réactivées peu à peu. Elles se nymphosent toutes, mais dans des délais très variables : 12 heures à 6 jours.

On provoque une nymphose plus rapide de ces larves en leur faisant subir un séjour de 12 heures à 15° C. et en les ramenant ensuite à 29° C.

EXP. 155. — Des larves semblables aux précédentes, mais dont la vie en diapause à 29° C., dans les conditions optima normales, a été prolongée de 2 ou 3 semaines, sont laissées à la même température, mais dans un milieu humide (elles sont déposées sur du coton imbibé d'eau). La reprise du développement est très lente : 40 à 50 0/0 seulement de ces larves arrivent à effectuer leur nymphose dans un délai de 2 à 6 jours. Le reste des larves meurt lors du passage en milieu hydraté.

Si, avant de modifier les conditions hygrométriques du milieu, on transporte les larves en diapause, dans une atmosphère légèrement humide à 15° C., et si on les laisse 24 à 48 heures à cette température, avant de les ramener à 29° C. sur du coton imbibé d'eau, on constate une reprise du développement plus rapide que dans les conditions précédentes ; la mortalité est moins accentuée : 20 à 30 0/0 environ.

La diapause durable occasionnée par l'action d'un froid sec, plus ou moins intense, subi au cours de la croissance ou de diverses phases de la vie prénymphale est généralement rompue par l'action d'une température optimum associée à des conditions hygrométriques plus élevées que les conditions optima normales. La présence d'eau libre est d'ailleurs néces-

saire à la rupture de cette diapause. De plus, des chocs thermiques favorisent parfois une plus grande rapidité dans la reprise du développement et de l'activité. Les larves qui ont subi l'action du froid sec au cours de la croissance et de la première phase de la vie prénymphale sont celles dont la réactivation est la plus difficile.

2. — RUPTURE D'UNE DIAPAUSE PROVOQUÉE PAR LE FROID ET L'EXCÈS D'HUMIDITÉ. — Les larves en diapause due à un milieu froid et humide reprennent rapidement leur développement dans les conditions optima. Il est difficile en effet d'obtenir une diapause durable à la suite de l'action combinée de ces deux facteurs. Lorsque le froid est peu intense, un séjour bref en milieu constamment humide n'apporte pas de perturbations considérables aux larves, et la diapause est rompue par un simple retour aux conditions optima (Exp. 56). Lorsque le froid est peu intense et le séjour en milieu humide est prolongé, les larves meurent presque toutes au cours de leur exposition à ces influences nuisibles. Il en est de même quand le froid est intense et quand la durée du séjour en milieu humide est brève.

Les quelques larves qui résistent à de telles conditions de milieu persistent en diapause pendant des temps variables dans les conditions optima (Exp. 65-66). Ces larves peuvent être rangées dans deux catégories. Celles qui ont subi le froid humide à la 2^e phase de la vie prénymphale et celles qui ont subi ces conditions défavorables au cours de leur croissance ou à la première phase de vie prénymphale.

La diapause des larves de la première catégorie cède après 5 à 10 jours environ dans les conditions de milieu optima habituelles.

La diapause des larves de la deuxième catégorie ne cède généralement pas au milieu optimum habituel, mais elle cède parfois à des actions extérieures combinées.

Exp. 156. — A la suite de leur séjour au froid humide des larves (Exp. 56 à 58) sont amenées graduellement à une température de 15°C., dans un milieu légèrement humide; 5 à 100/0 des larves meurent au cours de l'élévation thermique progres-

sive. Les larves qui ont résisté sont maintenues 10 à 15 jours à 15°. Ramenées peu à peu à 29° C., dans les conditions de milieu optima, ces larves se nymphosent dans un délai de 3 à 4 jours.

En résumé, la diapause durable causée par le froid humide dont l'issue est parfois la mort dans les conditions de milieu optima, peut être rompue par un séjour prolongé à des températures moyennes et par un retour aux conditions optima de développement des larves normales. La reprise du développement est d'autant plus rapide, dans ces conditions optima, que le séjour préalable aux températures moyennes a été prolongé. Celui-ci ne doit cependant pas dépasser certaines limites, 15 à 20 jours au maximum.

3. — RUPTURE D'UNE DIAPAUSE PROVOQUÉE PAR UN EXCÈS DE CHALEUR ET UNE INSUFFISANCE D'HUMIDITÉ. — On peut obtenir des diapauses larvaires durables par l'action d'une chaleur sèche subie, soit à la fin de la croissance, soit au cours des diverses phases de la période prénymphale (Exp. 74 à 77). Cette diapause ne se termine que par la mort si les larves sont maintenues d'une manière constante dans le milieu optimum habituel.

La rupture de cette diapause est plus ou moins facile, elle est liée à l'intensité et à la durée de la chaleur sèche subie ; elle est également liée à l'état physiologique des larves au moment où elles subissent ces influences nuisibles et à la durée de la vie en diapause qui précède l'action des facteurs susceptibles de réactiver le développement.

Exp. 157. — Des larves qui ont subi, pendant 2 jours au cours de la période prénymphale, une température de 37° C. dans un milieu desséché et qui ont vécu 5 jours en diapause à 29° C. sont réactivées à cette même température, lorsqu'elles sont mises sur du coton humidifié. La nymphose survient dès les 12 premières heures de séjour en milieu humide.

Exp. 158. — Des larves qui ont subi, à la fin de leur croissance, pendant 4 jours, une température de 37° en milieu desséché (Exp. 75) et qui persistent en diapause après 2 jours de

séjour à 29° C. ne sont pas immédiatement réactivées à cette température, lorsqu'elles sont mises en contact avec de l'eau libre. Dans des lots de 100 larves, on n'obtient que la réactivation de 10 à 15 individus. Tous les autres meurent. Au contraire, si dès la fin de leur séjour à 37° C. les larves sont amenées insensiblement à 15° C. et laissées 10 à 15 jours à cette température, en milieu d'humidité progressivement croissante, elles se nymphosent presque toutes après 2 ou 3 heures de séjour à 29° C. dans les conditions d'humidité normales.

De ces expériences il résulte que, dans certains cas, la diapause durable, qui fait suite à l'action d'une chaleur sèche, cède à la seule action d'un milieu hydraté. Dans d'autres cas, l'action d'un séjour prolongé à des températures moyennes en milieu très hydraté sont indispensables. La durée de séjour et l'action combinée de cette température avec l'humidité permettent une reprise rapide du développement, lors d'un retour à une température optimum.

4. — RUPTURE D'UNE DIAPAUSE PROVOQUÉE PAR UN EXCÈS DE CHALEUR ET D'HUMIDITÉ. — Une diapause provoquée par l'élévation thermique dans un excès d'humidité cède à une température de 29° C. en milieu sec, si la durée du séjour en milieu défavorable a été brève et si la température n'a pas dépassé 38-39° C. (Exp. 78). Dans d'autres cas, ces conditions de milieu entraînent une diapause durable qui, très souvent, n'a que la mort pour issue dans un milieu normal (Exp. 79-81). Ces derniers résultats sont obtenus lorsque la température a dépassé 29° C., ou lorsque les larves ont subi pendant longtemps des conditions thermiques défavorables, dès la fin de la période d'alimentation.

Dans ce dernier cas, la diapause ne peut être rompue que par un séjour prolongé à une température moyenne, dans un milieu très peu hydraté. Le nombre des larves qui meurent dans ces conditions de milieu est relativement faible. Le développement reprend peu à peu, et si on élève alors brusquement la température à 29° C. les larves se nymphosent rapidement.

En résumé, la diapause consécutive à l'action d'une chaleur associée à un excès d'humidité cède parfois à l'action seule d'une

déshydratation progressive. D'autres fois, le temps et l'action combinée d'une température modérée et d'une déshydratation progressive sont indispensables pour permettre la reprise du développement.

Ce qui précède, rend inutile d'insister sur les détails des conditions à réaliser pour obtenir la rupture des diapauses durables, consécutives à l'action de milieux semblables à ceux qui sont réalisés en été ou en hiver. En effet, lorsque des larves estivantes ou hivernantes ne reprennent pas leur développement dans le milieu optimum normal, c'est qu'elles ont subi, soit l'action combinée d'un froid sec ou humide, soit l'action d'une chaleur sèche, à diverses périodes de leur évolution. La rupture des diapauses durables dues à l'influence de ces divers facteurs a déjà été envisagée dans les divers paragraphes de ce chapitre.

*
* *

Des expériences exposées dans ce chapitre on peut tirer les conclusions suivantes :

1° Chez *L. sericata*, la rupture de la diapause est expérimentalement possible.

2° Les conditions qui déterminent la rupture de la diapause sont en relation généralement étroites avec celles qui l'ont provoquée. Ainsi, dans l'ensemble, une diapause durable, due à l'action de la sécheresse, cède à l'humidité ; une diapause due au froid cède à la chaleur. Mais, lorsqu'une diapause a été de longue durée, ou lorsque les facteurs qui l'ont déterminée ont agi d'une manière très intense, cette relation entre la cause de l'arrêt du développement et celle de sa reprise peut être masquée. La reprise du développement n'est alors possible que si on fait agir le facteur complémentaire de celui qui a provoqué la diapause en l'associant, d'une manière variable selon les cas, à divers autres facteurs du milieu qui jouent un rôle d'excitant. Parfois, et cela lorsque les larves ont éprouvé des altérations physiologiques profondes pendant leur séjour dans un milieu défavorable, la diapause n'est pas immédiatement rompue par une association de facteurs qui devrait être favorable. On doit

alors tenir compte du facteur temps, et favoriser la reprise de l'équilibre physiologique en faisant séjourner les larves à une température modérée où un métabolisme peu intense permet un rétablissement progressif, à la suite de quoi on peut brusquer la rupture de la diapause en faisant agir le ou les facteurs externes appropriés.

3° Les facteurs susceptibles de rompre la diapause sont : la chaleur, l'humidité, l'aération, auxquels s'ajoutent parfois des excitants variés, chocs thermiques, lumière. Ce sont donc uniquement des facteurs du milieu.

4° Un même facteur, selon son intensité, détermine chez des larves prises au même stade, soit la mort, soit une diapause durable qui ne cède que très difficilement au milieu approprié, soit une diapause durable qui cède facilement à ce même milieu, soit une diapause qui cesse dès que cesse l'action de ce facteur, soit enfin un simple retard dans le développement.

Toutes les expériences faites dans le but de rompre la diapause mettent en évidence, la nécessité de connaître, très exactement, les causes qui ont provoqué l'arrêt de développement et le stade, c'est-à-dire, l'état physiologique de l'Insecte, au moment où les agents externes inhibiteurs ont agi sur lui, pour réaliser les conditions de milieu susceptibles de provoquer la reprise du développement. En dehors de cette connaissance précise, on arrive, parfois et par hasard, à rompre la diapause, mais à la suite de tâtonnements successifs.

Si on arrive ainsi à rompre la diapause sans connaître la cause initiale de l'arrêt de développement, on peut, dans une certaine mesure, tirer quelques conclusions approchées en interprétant les résultats positifs. Mais, incorporer les résultats négatifs dans la discussion des faits et dans la recherche des conclusions conduit fatalement à une compréhension et à une interprétation erronées des phénomènes. C'est cependant cette méthode qui a été adoptée par E. ROUBAUD dans son travail sur la diapause des Muscides (1922), et c'est ainsi que cet auteur a été amené à envisager la diapause durable de *L. sericata* comme indépendante des facteurs du milieu.

Quelques citations, empruntées au mémoire de E. ROUBAUD permettront de comparer les résultats expérimentaux obtenus

par cet auteur, à ceux que j'ai obtenus pour la même espèce de Muscide, *L. sericata*, et de les discuter.

« ACTION NÉGATIVE DE LA CHALEUR SEULE » (p. 464-465). Cette expérience est faite par l'auteur sur 2 larves, mûres depuis le milieu d'octobre, placées le 10 novembre à l'étuve à 20-22° C. « Ces larves restent sans se nymphoser jusqu'en décembre où elles meurent. »

Quelle était l'origine des larves mûres d'octobre? Quelle était la cause de leur diapause? L'ignorance de ces faits conduit à une conclusion qui, formulée d'une manière absolue est fausse, à savoir que la chaleur seule ne peut rompre la diapause.

En effet, on peut réaliser deux expériences sur deux lots de larves issus d'un même élevage et qui donnent deux résultats d'apparence contradictoire, si on ne connaît pas exactement la cause initiale de la diapause.

Exp. 159 ⁽¹⁾. — Le premier lot de larves, au début du stade prénymphal, est laissé à la température du laboratoire (14 à 18° C.) sur du sable très humide. La majorité des larves est encore en diapause 3 semaines après le début de l'expérience. Ces larves amenées à l'étuve, à 29° C., dans le milieu optimum pour le développement des larves normales, se nymphosent dans un délai de quelques heures (2 heures à 24 heures environ). Si ces larves sont portées dans une partie du laboratoire où la température est de 20-22° C., et si on laisse simplement ouvert le récipient qui les renferme on obtient également la nymphose.

Exp. 160. — Le deuxième lot de larves, au début du stade prénymphal, est laissé à la température du laboratoire (14 à 18° C.) sur du sable très sec, dans un récipient où l'air, sans être desséché, contient très peu de vapeur d'eau. Sur 200 larves environ on obtient quelques nymphoses (37 0/0). Le reste des larves, 4 semaines après le début de l'expérience, est encore en diapause. A l'étuve, à 22° C., en milieu sec la plus grande partie

⁽¹⁾ Pour ces expériences comme pour toutes celles des chapitres qui précèdent les résultats donnés correspondent à des moyennes obtenues par une série d'essais sur divers lots comprenant 100, 500 ou 1.000 individus.

de ces larves, comme celles de E. ROUBAUD, reste sans se nymphoser et meurt à l'état de diapause.

Dans un cas, la chaleur seule peut rompre la diapause ; dans l'autre, la chaleur seule renforce au contraire l'état de torpeur des Insectes.

« ACTION NÉGATIVE DE LA LUMIÈRE » (p. 465). « Une larve mûre d'octobre est soumise le 17 novembre à un éclaircissement intensif de lampe Nernst pendant 2 heures, le 21, pendant 4 heures. Elle est ensuite placée à l'étuve à 20-22° C. Mort sans transformation en fin décembre. »

Ici encore, on peut réaliser 2 expériences, dont l'une donnera exactement le résultat négatif obtenu par E. ROUBAUD et dont l'autre donnera, au contraire, un résultat positif.

Exp. 161. — Un lot de larves, en diapause depuis 4 semaines dans un milieu relativement sec, à 14-18° C., est soumis, pendant 4 heures, à l'éclaircissement intense d'une lampe électrique de 50 bougies, placée à 50 centimètres au-dessus du récipient qui contient les larves. Celles-ci sont ensuite placées dans une partie du laboratoire où la température constante est de 20-22° C. environ. Le récipient d'élevage demeure ouvert. L'état hygrométrique du milieu est donc celui du laboratoire. Aucune des larves ne se nymphose. La mort survient après 1 ou 2 mois de diapause selon les individus.

Exp. 162. — Des larves, en diapause à la suite d'une asphyxie temporaire (Exp. 149) ou à la suite de l'action d'un froid peu intense (0° à + 1° C.), subi à la fin de la période de croissance, reprennent leur activité et leur développement à une température de 20-22° C., après l'action brève, prolongée ou répétée de la lumière.

« ACTION NÉGATIVE DU FROID LIMITÉ A QUELQUES JOURS » (p. 465). « Une larve d'octobre est placée à 0° C. du 15 au 17 novembre. Puis elle est portée à la température du laboratoire (max. 18° C.). Pas d'éclosion. »

Si l'action d'un froid de 0° C. limité à quelques jours ne détermine pas la réactivation du développement dans certains cas, elle peut, cependant, dans d'autres cas, avoir un rôle d'excitant et provoquer la rupture immédiate de la diapause.

EXP. 163. — Des larves, en diapause à 29° C. (depuis une dizaine de jours) à la suite d'un séjour au froid sec subi au cours de la première phase de la vie prénymphe sont mises 2 jours à 0° C. puis reportées à la température de 18° C. Elles demeurent en diapause.

EXP. 164. — A la suite d'une croissance irrégulière due à des conditions d'alimentation défectueuses, des larves demeurent en diapause pendant 3 mois, dans des conditions hygrométriques fluctuantes, à une température de 14-16° C. Ces larves amenées à 18° C. demeurent en diapause. Si elles sont laissées 10 ou 12 heures à 0° C. et ramenées brusquement à 18°, elles se nymphosent presque toutes au bout de 5 à 12 jours, après le choc thermique. Celui-ci joue, dans ce cas, le rôle d'un excitant, à la manière d'un choc mécanique ou de la lumière. Il provoque la reprise des mouvements, de la locomotion et du métabolisme (Voir également exp. 142).

Donc, si un facteur du milieu se montre inapte à provoquer la reprise du développement lorsqu'on ne connaît pas l'origine de la diapause, on ne peut pas en déduire, que ce facteur a toujours un rôle négatif. On ne doit surtout pas se servir de ces résultats négatifs pour établir ou justifier une théorie générale.

Quant aux résultats positifs, ils peuvent évidemment être utilisés pour une interprétation générale ; mais, ici encore, on doit faire une restriction. En effet, ces résultats positifs ne sont pas absolus, et ne peuvent donc être utilisés comme tels.

Par exemple, E. ROUBAUD conclut à l'« ACTION POSITIVE DES VARIATIONS HYGROMÉTRIQUES » (p. 465). « Une larve d'octobre est placée à l'étuve le 10 novembre sur du sable bien sec. Ce sable est humidifié le 15 à différentes reprises. La larve se nymphose le 23. »

Evidemment, de nombreuses expériences données dans le chapitre, montrent que la rupture de la diapause est parfois déterminée par l'action de l'humidité (Exp. 142 à 147, 152-153).

Mais si les larves sont en diapause à la suite du séjour prolongé dans un milieu humide (Exp. 47 et 56 à 58), leur diapause n'est pas rompue par un séjour dans un milieu humide. De sorte que l'humidité peut être un facteur réactivant, mais aussi un facteur inhibiteur du développement.

Il est inutile de multiplier les exemples ; j'insisterai seulement encore sur l' « ACTION POSITIVE DU FROID PROLONGÉ » (p. 465, Exp. 9 B) en raison du rôle capital que E. ROUBAUD accorde au froid comme agent indispensable à la réactivation des Insectes en diapause.

« Une larve d'octobre est placée à la glacière (+ 4° C.) du 8 décembre au 3 janvier. Le 3 janvier elle est progressivement réchauffée puis mise à l'étuve à 20-22° C. Nymphose le 6 ».

En effet, des larves élevées dans les conditions optima, lorsqu'elles subissent l'action momentanée d'une température comprise entre le seuil de développement et 0° C., au cours de la deuxième phase de vie prénymphale, présentent une légère accélération du développement, après un brusque transport à la chaleur. Egalement, des larves en diapause à 10 ou 15° C. dans des conditions hygrométriques fluctuantes ont leur diapause très facilement rompue à 20-22° C., à la suite d'un séjour temporaire dans les conditions thermiques mentionnées ci-dessus. La larve utilisée par E. ROUBAUD était sans doute dans ce cas puisqu'elle a réagi au choc thermique. Je veux certainement croire que cet expérimentateur, avant de conclure à l'action positive du froid prolongé, suivie de l'action de la chaleur, a envisagé le facteur thermique seul, éliminant, comme il se doit, l'influence du facteur humidité.

J'ai cherché, cependant, à reproduire l'expérience citée plus haut et suis arrivée à des résultats opposés.

Les quelques « larves d'octobre » utilisées par l'auteur étaient en diapause d'apparence spontanée. Parmi ces larves, celle qui est utilisée pour l'expérience est mise à 4° C. le 8 décembre. Il est regrettable que M. E. ROUBAUD n'ait donné aucune précision quant aux conditions de vie de cette larve de la mi-octobre au 8 décembre. On peut présumer que pendant les 50 jours qui représentent la durée de la diapause entre les deux dates précédentes, cette larve a séjourné à la température du laboratoire qui est « max. 18° C. » ainsi que E. ROUBAUD l'indique, p. 465, Exp. « 8 B ».

En outre, tenant compte des résultats positifs et négatifs de la série d'expériences données par cet auteur, on peut supposer que les larves utilisées étaient en diapause à la suite d'un séjour prolongé en milieu relativement sec.

En conséquence, l'expérience faite dans le but de réaliser l'expérience 9 B, citée plus haut, est faite avec des larves élevées sans précautions particulières à des températures fluctuantes, comprises entre 15 et 30° C. et conservées en diapause pendant 50 jours sur du sable sec, dans une partie fraîche du laboratoire où la température oscille entre 12 et 16° C. Comme l'élevage est conduit sans soins spéciaux pendant la croissance, les larves qui demeurent en diapause sont dans des états physiologiques voisins, mais dont les écarts individuels sont vraisemblablement importants.

EXP. 165. — Les larves qui persistent après 50 jours de diapause dans les conditions de milieu précédentes sont divisées en 2 lots, A et B, et transportées insensiblement à + 4° C. Le lot A est mis sur du sable sec, dans un récipient ouvert. Les larves du lot B sont mises dans un récipient hermétiquement clos. L'air de ce récipient est très peu humide, son renouvellement est inutile en raison de la faible intensité du métabolisme à cette température. Les larves séjournent ainsi 24 jours à 4° C. Le 24^e jour on introduit dans le lot B un godet contenant de l'acide sulfurique, afin de dessécher momentanément le milieu ⁽¹⁾. Les 2 lots sont ensuite ramenés à 20-22° C. Le lot B est maintenu fermé pendant 10 heures. L'acide sulfurique est alors enlevé et le récipient est maintenu ouvert. Parmi les larves du lot A, 37 0/0 se nymphosent, le reste des larves demeure en diapause.

Toutes les larves du lot B demeurent en diapause.

Les larves qui se nymphosent dans le lot A reprennent leur développement grâce au choc thermique et à l'apport d'eau qui est réalisé lors du passage de la température de 4 à 20° C. En effet, le récipient, le sable, les larves elles-mêmes, étant à une température basse, condensent la vapeur d'eau contenue dans l'air ambiant. Ce faible apport, joint au choc thermique, suffit à rompre la diapause des larves les moins deshydratées.

Les larves du lot B qui subissent le choc thermique seul sans apport d'eau, ne se nymphosent pas contrairement aux résultats précédents et à ceux obtenus par E. Roubaud.

(1) Les résultats sont de même nature si le milieu, au lieu d'être desséché par de l'acide sulfurique, est desséché par un sel déliquescent.

On voit, par ces faits, que le moindre détail expérimental doit être pris en considération pour l'interprétation des résultats et :

1° qu'on ne peut pas dire d'un facteur du milieu que son action est positive ou négative sur les larves en diapause car, selon les cas, elle peut être l'une ou l'autre.

2° qu'il est impossible de tirer une conclusion, en ce qui concerne la rupture de la diapause, quand on ignore le passé exact des larves qui sont soumises aux expériences.

CHAPITRE VI

INFLUENCE DE LA DIAPAUSE SUR LA MÉTAMORPHOSE ET LA VIE IMAGINALE

I

Durée comparée de la métamorphose des pupes normales, et des pupes issues des larves qui ont vécu en diapause.

On a vu (p. 44) que la durée moyenne de la métamorphose est de 145 heures environ à 29° C. dans les conditions d'humidité et d'aération optima.

1. — MÉTAMORPHOSE A LA SUITE D'UNE DIAPAUSE DUE AU FROID SEC.

Exp. 166. — Des pupes issues de larves qui ont vécu 20 jours en diapause à 29° C. à la suite d'un séjour à une température voisine de 0°, subie au cours de la première phase de la vie prénymphale, ont une durée de métamorphose de 148 à 150 heures à 29° C., dans les conditions de milieu habituelles. La durée de la métamorphose est donc normale.

Selon les lots, 92 à 96 0/0 de ces pupes éclosent, quelques nymphes achèvent leur développement, mais ne peuvent se libérer du puparium.

Si la diapause a été plus longue, on obtient une durée de nymphose sensiblement normale, mais le taux de la mortalité est plus élevé (20 à 25 0/0). Les nymphes meurent, soit au cours de la métamorphose, soit au moment de l'éclosion.

2. — MÉTAMORPHOSE A LA SUITE D'UNE DIAPAUSE DUE A LA SÉCHESSE.

Exp. 167. — Des pupes, issues de larves qui ont vécu 4 mois

en diapause dans un milieu sec, à 16-18° C., après avoir subi en fin de croissance l'action d'un milieu desséché à 29° C., ont une durée de métamorphose normale.

La mortalité est de 15 à 30 0/0 selon les lots. Dans ce cas, la métamorphose a eu lieu, mais seule l'éclosion n'a pu se produire en raison de la débilité de l'imago.

Si les pupes sont issues de larves qui ont subi les mêmes influences initiales, mais dont la diapause a été rompue après 2 ou 3 semaines de vie latente à 16-18° C., la mortalité est nulle, ou peu importante (1 à 2 0/0).

3. — MÉTAMORPHOSE A LA SUITE D'UNE DIAPAUSE DUE A UN EXCÈS D'HUMIDITÉ.

Exp. 168. — Des pupes, issues de larves qui ont vécu 2 mois en diapause dans un milieu très humide à 16-18° C., ont une durée de métamorphose à 29° C. voisine de la durée normale, mais légèrement supérieure : 150 à 155 heures.

La mortalité atteint un taux de 10 à 25 0/0. Dans ce cas, la mort survient généralement au cours de la métamorphose.

En résumé, lorsque la diapause est rompue, le développement peut reprendre d'une manière normale. Toutefois, une conséquence de la diapause est le taux relativement élevé de la mortalité au cours ou à la fin de la métamorphose. Dans l'ensemble, ce taux est d'autant plus élevé que la diapause a été de plus longue durée. Au cours de la diapause, l'organisme larvaire s'affaiblit progressivement, il s'affaiblit d'autant plus vite que sa diapause s'effectue à une température élevée ; en conséquence, plus la diapause a duré et plus la température a été haute, plus les individus sont débiles, lorsque les conditions de milieu rendent enfin la métamorphose possible, et moins la nymphe a de chances de pouvoir effectuer intégralement son évolution.

D'ailleurs, la fragilité de l'organisme, à la suite d'une longue période de diapause dans des conditions plus ou moins favorables, est déjà mise en évidence au moment de la réactivation du développement (Exp. 144, 146, 153 et 154, etc.). Un nombre de larves relativement élevé meurt sous l'influence du milieu

réactivant, sans avoir repris, ou après avoir repris une activité temporaire.

De plus, il est certain que pour *L. sericata*, et sans doute pour la plupart, sinon pour toutes les espèces, la période de nymphose est caractérisée par une très grande fragilité de l'organisme. Il est donc normal de voir succomber, au cours de leur métamorphose, des sujets débiles, épuisés par une longue période de torpeur.

Si la diapause n'a pas été de trop longue durée, les imagos, à leur éclosion, sont robustes, mais souvent plus petits que les imagos issus des larves normales. Dans d'autres cas, lorsque la diapause a été due à l'action intense d'un facteur défavorable, ou à une diapause de longue durée, on obtient fréquemment des sujets chétifs.

II

Relations entre le sexe et la diapause.

La proportion des sexes est-elle la même chez les individus qui ont vécu en diapause que chez ceux qui ont un développement continu normal ? En d'autres termes, les larves de l'un ou l'autre sexe entrent-elles plus facilement en diapause à la suite d'actions nuisibles du milieu ?

Pour évaluer cette influence du sexe, il est indispensable de connaître la proportion relative des sexes chez les imagos issus de larves normales. Cette indication est donnée par le tableau X :

TABLEAU X

Lots	Proportion relative des sexes dans divers lots										Totaux
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
♂	464	413	559	491	572	505	478	483	472	521	4.948
♀	536	557	441	509	428	495	522	517	528	479	5.042

Le nombre des individus de chaque sexe est sensiblement égal. La prédominance des femelles est très légère. Dans 10 lots de 1.000 Mouches le rapport moyen du nombre des femelles à celui des mâles est de 1,005.

Dans un élevage de larves normales conduit sans précautions particulières, on obtient des proportions variables de larves qui se nymphosent normalement et un reliquat larvaire, souvent important, qui vit en diapause pendant un temps variable dépendant de l'état physiologique des larves et des fluctuations du milieu. Cette évolution différente des larves d'un même lot est toujours liée au manque d'homogénéité du milieu initial.

Des lots de telles larves sont mis sur du sable sec, dès le début de la période prénymphale et dans des conditions hygrométriques fluctuantes, à la température 16-22° C. Les premières pupes apparaissent le 9^e jour. La totalité des larves des divers lots se nymphose, peu à peu, dans un délai de 27 jours. Quelle que soit la date de formation des pupes, la métamorphose de chaque individu a une durée sensiblement égale ; on obtient ainsi des éclosions qui s'échelonnent journellement pendant 19 jours environ (Tableau XI).

Sur 1.512 larves observées, 1.484 individus arrivent à l'éclosion. Le nombre journalier des pupes obtenues est variable et progressivement décroissant.

D'un jour à l'autre, il n'y a pas un rapport régulier entre les éclosions des Mouches de chaque sexe. Tantôt le rapport des éclosions est en faveur des mâles, tantôt en faveur des femelles.

Il semble donc que la diapause obtenue dans les conditions citées plus haut soit complètement indépendante du sexe des larves. Les dernières éclosions, correspondant aux larves qui se sont nymphosées après la plus grande durée de diapause, donnent des individus des deux sexes.

Dans l'expérience suivante (Tableau XII), le dénombrement des Mouches de chaque sexe a porté sur des imagos issus de larves en diapause à la température ordinaire à la suite de l'action d'une grande sécheresse. Ces larves en diapause ont été maintenues dans le milieu défavorable jusqu'à l'extrême

TABLEAU XI. — Dénombrement des sexes :
 ♂ et ♀ issus de larves de même âge, mais d'évolution différente.
 Nombre de larves : 4.512.

Jours de nymphe.	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	Totaux
Pupes	67	248	306	92	141	161	107	65	7	22	78	46	41	53	47	35	0	8	45	1.484
♂	35	119	161	34	72	77	41	42	3	12	45	28	3	27	6	19	0	3	9	736
♀	32	129	145	58	69	89	66	23	4	40	33	18	8	26	41	46	0	5	6	748
Rapport entre nombre ♀ ♂	0,91	1,08	0,90	1,70	0,95	1,15	1,60	0,54	1,33	0,83	0,73	0,64	2,66	0,96	1,83	0,84	0	1,66	0,64	1,016

limite de leur résistance. Cette diapause a été rompue par un milieu chaud et humide. Comme ces *Lucilia* étaient extrêmement débiles, une partie d'entre elles a succombé, lors du séjour dans le milieu réactivant et au cours de la métamorphose.

TABLEAU XII. — *Proportion relative des ♂ et des ♀ issus de larves dont la diapause s'est prolongée jusqu'à la limite de résistance de l'organisme.*

Lots de 100 larves	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totaux
Individus morts .	21	34	48	42	53	32	24	3	41	40	248
Éclosions . . .	79	66	82	88	47	68	76	97	89	90	782
♂	35	29	37	36	22	37	31	41	42	41	351
♀	44	37	45	52	25	31	45	56	47	49	431

Les Mouches issues de ces larves sont des deux sexes. La prédominance du sexe ♀ est nettement accusée. Le rapport du nombre des femelles au nombre des mâles est de 1,23 au lieu de 1,005.

Comme le nombre des individus qui succombent entre la fin de la diapause et l'éclosion est assez important (22 0/0), on peut supposer que la proportion normale penche en faveur des femelles, parce que les larves résiduelles devaient être en majeure partie des individus mâles.

Cette supposition est d'autant plus vraisemblable que les adultes mâles sont eux-mêmes moins résistants que les femelles. D'une part, la durée de leur vie dans les conditions optima est toujours plus courte, d'autre part, en milieu défavorable, leur résistance est très nettement inférieure à celle des femelles.

Une statistique exacte ne pourrait être établie que par l'examen histologique des larves en fin de diapause, mais ce travail sort du cadre de ces recherches. Les résultats précédents sont suffisants pour montrer que les individus mâles, ainsi que les femelles, ont une possibilité plus ou moins égale de vivre en diapause dans de mauvaises conditions de milieu.

III

Résistance comparée des Mouches issues de larves normales et de larves qui ont vécu en diapause.

1. — Longévité des deux catégories de Mouches. — La pratique des élevages montre qu'il y a une très grande difficulté à réaliser deux élevages identiques et, dans un même élevage, d'avoir un milieu homogène et constant pour tous les individus. Pour ces raisons, il est difficile d'avoir, d'un élevage à l'autre, des points de comparaison précis. De plus, les Mouches, quelle que soit leur origine, sont généralement très fragiles et succombent à des modifications de milieu souvent peu importantes.

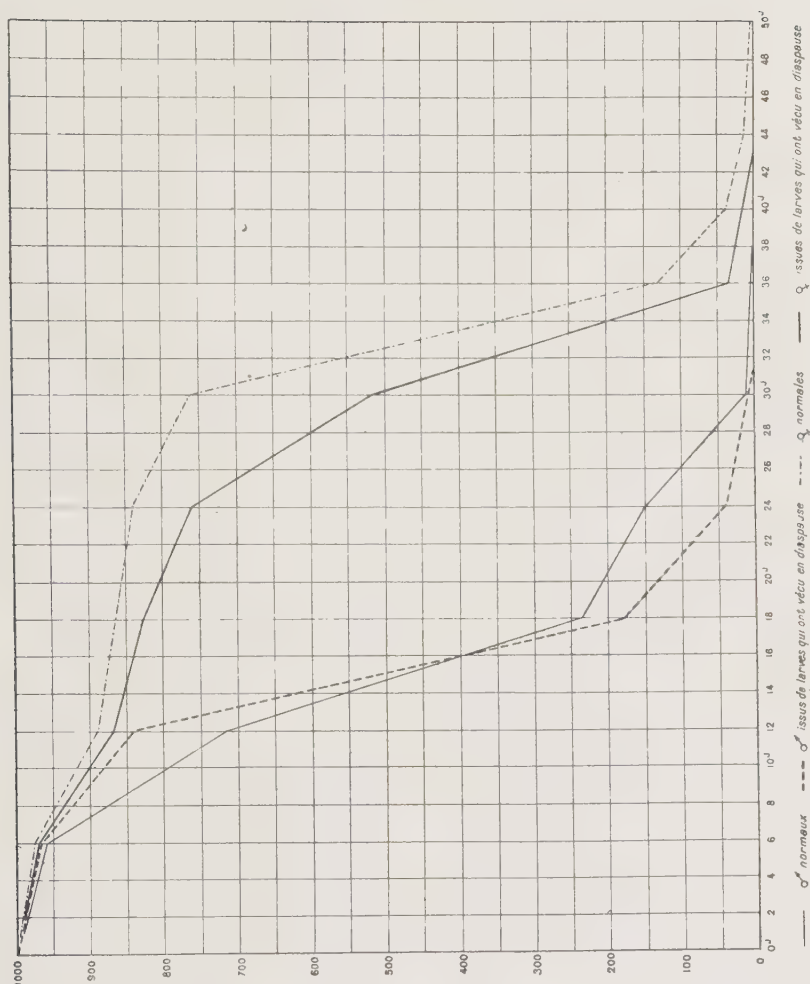
En conséquence, la recherche de la longévité doit être faite sur de grandes masses. On apprécie ainsi, par les derniers individus survivants, la possibilité d'obtenir la limite extrême de la durée de la vie imaginale. On a également la possibilité d'établir une courbe de la mortalité de chaque sexe, sur des chiffres moyens appréciables.

Exp. 169. — 2.000 Mouches sont suivies, dans les meilleures conditions possibles. Ces Mouches (1.000 mâles et 1.000 femelles) ont effectué toutes les premières phases de leur développement dans les conditions optima et n'ont, par conséquent, pas eu de période de diapause. La longévité totale de l'élevage, de l'éclosion des imagos à la mort du dernier individu, est de 54 jours.

TABLEAU XIII. — *Mortalité dans un élevage normal.*

Jours	6	12	18	24	30	36	40	44	54
♂	38	247	478	87	136	14	0	0	0
♀	25	86	21	49	84	635	90	24	16
Totaux	63	333	499	106	220	649	90	24	16

GRAPHIQUE V



Mortalité des Mouches dans un élevage normal et dans un élevage issu de larves ayant vécu en diapause.

Les individus qui atteignent une telle durée de vie imaginale sont très peu nombreux. Tous les 6 jours, environ, les cadavres sont prélevés dans la cage et dénombrés. Les chiffres obtenus et la courbe de la mortalité sont donnés dans le tableau XIII et le graphique 5.

Un élevage parallèle est conduit avec le même nombre de Mouches issues de larves qui ont vécu en diapause pendant 3 mois (la diapause des larves résultait d'influences variées). La longévité totale de l'élevage est de 43 jours. Les résultats obtenus sont donnés dans le tableau XIV et le graphique V.

TABLEAU XIV. — *Mortalité dans un élevage de Mouches issues de larves qui ont vécu en diapause.*

Jours	6	12	18	24	30	34	36	41
♂	35	114	671	146	0	34	0	0
♀	27	101	44	71	186	0	529	42
Totaux .	62	215	715	217	186	34	529	42

Si on interprète ces résultats, on peut estimer :

1° que la longévité des Mouches issues de larves en diapause est inférieure à celle des Mouches issues des larves normales ;

2° que la progression de la mortalité suit un rythme très comparable dans les deux élevages ;

3° que les mâles, dans l'un et l'autre cas, ont une vie plus courte que les femelles ;

4° que la période correspondant au plus grand taux de mortalité est plus précoce chez les mâles que chez les femelles.

Dans ces grandes lignes, ces résultats comparatifs sont communs à toutes les expériences qui sont faites dans les mêmes conditions ; mais je ne saurais trop insister sur la grande variabilité que peuvent présenter les chiffres donnés plus haut, quant au détail d'un élevage à l'autre.

Ainsi, la période de plus grande mortalité est plus ou moins proche de l'éclosion et se situe, pour les mâles, entre le 10^e et le 20^e jour de vie imaginale, pour les femelles, entre le 23^e et le 35^e jour.

D'ailleurs, l'expérience 169 comporte deux principales causes d'erreur, d'une part, la trop grande quantité d'individus, qui entraîne inévitablement leur alimentation inégale, d'autre part, les traumatismes (également inévitables) subis par les

Mouches, lors de la constitution des lots, qui amoindrissent peut-être la résistance de certaines d'entre elles, déjà débiles à l'éclosion.

II. — Fécondité comparée des deux catégories de Mouches. La fécondité des Mouches peut être estimée d'après le nombre des pontes, leur rythme et leur abondance. J'ai cherché à déterminer si ces caractéristiques biologiques de l'adulte sont les mêmes, chez les individus normaux et chez ceux dont la larve a vécu en diapause.

1. — PONTE D'UNE FEMELLE NORMALE.

EXP. 170. — Pour assurer l'accouplement, une femelle est isolée dans une cage avec 10 mâles. Les conditions d'élevage correspondent aux conditions habituelles.

Un accouplement est observé le 4^e jour. La première ponte, de 150 œufs environ, est déposée le 7^e jour. Successivement s'effectuent de nouvelles émissions d'œufs, les 11^e, 12^e, 18^e et 26^e jour. Cette femelle émet en totalité un nombre d'œufs voisin de 1.000. La mort survient le 28^e jour. La dissection de cette femelle montre que les gaines ovariques ne sont pas épuisées. D'ailleurs, cette Mouche a une durée de vie nettement inférieure à la durée de vie maximum.

D'autres femelles isolées, observées dans les mêmes conditions, ont donné de 1 à 5 pontes, selon la durée de leur vie imaginale. Le chiffre de 5 n'a pas été dépassé. Parmi les individus isolés, la durée maximum de vie imaginale n'a jamais dépassé 32 jours.

Le nombre d'œufs contenus dans 5 pontes obtenues dans ces conditions est, en moyenne, de 756.

2. — INFLUENCE DE LA DIAPAUSE SUR LA PONTE. — Les deux élevages qui suivent ont été composés d'un petit nombre d'adultes seulement, afin d'éviter une mortalité rapide due au surnombre, — afin, également, de maintenir le dénombrement dans des limites possibles. Le nombre des mâles est double du nombre des femelles; la fécondation, toujours difficile en captivité, est ainsi assurée, ce qui multiplie le nombre des femelles fécondées. En effet, une femelle vierge arrive à pondre,

mais le nombre d'œufs qu'elle émet est toujours inférieur à celui d'une femelle fécondée.

EXP. 171. — Les deux lots, l'un de Mouches normales, l'autre de Mouches issues de larves qui ont vécu en diapause, renferment chacun 75 individus (25 ♀ et 50 ♂).

Dans le lot de Mouches normales, la ponte commence le 7^e jour et cesse le 40^e jour, 2 jours avant la disparition de la dernière femelle. Le dénombrement des œufs émis est fait en comptant les larves lors de l'éclosion. Les chiffres obtenus sont donnés dans le tableau XV.

Dans le lot suivant (issu des larves qui ont vécu en diapause), la ponte commence un peu plus tôt que dans le lot précédent. La dernière ponte est obtenue 5 jours avant la disparition des dernières femelles (38^e jour). Le rythme de ponte de ces Mouches est donné par le tableau XV.

Les résultats sont les suivants :

1^o Pour les deux élevages, la période de plus grande fécondité est comprise entre le 10^e et le 19^e jour environ.

2^o Après le 20^e jour, le nombre des œufs est progressivement décroissant dans les deux élevages. Ce nombre décroissant est lié, d'une part, à la diminution des pontes, en raison de la mortalité qui atteint une grande partie des Insectes dès le 20^e jour, d'autre part, à la diminution des œufs dans chaque ponte. En effet, les pontes successives d'une même Mouche sont généralement de plus en plus réduites.

3^o La durée totale de la période de ponte est plus longue chez les Mouches normales que chez celles qui sont issues de larves qui ont vécu en diapause. Ce dernier fait est en partie lié à la mortalité moins rapide des Mouches normales.

4^o La conséquence d'une période de ponte moins étendue, chez les Mouches issues de larves qui ont vécu en diapause, est une fécondité moins grande chez ces Mouches que chez celles qui sont normales. Le chiffre moyen d'œufs émis par une femelle est de : 425 environ pour les Mouches normales, de 304 environ pour les secondes.

5^o Ces chiffres sont très inférieurs au chiffre maximum correspondant à la fécondité normale d'une femelle placée dans les meilleures conditions de milieu réalisables en captivité.

TABLEAU XV. — Dénombrement de la progéniture journalière dans 2 élevages :
I — de 400 ♀ normales; II — de 400 ♀ issues de larves qui ont vécu en diapause.

Jours d'élevage 6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
	I	82	517	231	4.403	936	417	534	202	4.285	4.262	4.172	427	532	215	341	255
II	488	0	335	0	342	4.497	789	663	948	231	207	360	922	327	261	218	198
Jours d'élevage 24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	Totaux
	I	418	261	209	0	246	453	0	0	0	0	92	0	0	0	76	40.619
II	0	0	471	407	0	0	0	0	97	0	0	0	6	0	0	0	7.591

Ils sont même inférieurs au chiffre moyen établi sur la ponte de plusieurs individus isolés. Ce fait est, comme les précédents, lié à la disparition précoce de quelques femelles dans les deux lots. Il est très vraisemblablement, aussi, en relation avec l'absence de fécondation de quelques femelles.

D'autres observations, faites à plusieurs reprises sur les élevages courants, qui comportent un très grand nombre d'individus (1.000 à 1.500 environ) et où les deux sexes sont en proportion à peu près égale, montrent que, dans ces conditions, le chiffre moyen de ponte par femelle est encore plus faible et extrêmement variable. Il est donc impossible d'établir une statistique de fécondité normale moyenne, basée sur l'observation d'une grande masse de ces Muscides en captivité. La nutrition des individus est alors trop variable de l'un à l'autre. La moindre variation du milieu peut occasionner brusquement la mort d'un grand nombre d'individus. Les déplacements des Insectes entraînent, chez ceux-ci, des rencontres fréquentes qui, jointes aux heurts contre les parois des cages, amènent souvent des chutes brutales sur le plancher de la cage. Celles-ci déterminent des altérations dans l'armure génitale qui, dans bien des cas, rendent la fécondation ou la ponte impossibles.

Les résultats de l'expérience précédente (171), établis sur une seule série d'élevages parallèles, ne peuvent être généralisés. Je ne les interprète donc que d'une manière relative et avec toutes les restrictions formulées plus haut. Comme les deux élevages ont été conduits dans des conditions de milieu aussi voisines que possible, on peut estimer que, dans l'ensemble, la fécondité des Mouches issues de larves qui ont vécu en diapause est moins grande que celle des Mouches normales.

De plus, on a vu que les Mouches normales commencent à pondre un peu plus tard que les autres. Ce fait est généralement confirmé dans les élevages courants, faits avec un grand nombre d'individus. Mais ici il est nécessaire de faire encore des restrictions. Les Mouches mises en observation, toujours issues de larves dont la diapause, très prolongée, était due à des causes multiples et variées pour les divers individus. Ces pontes précoces sont relativement peu abondantes, ce qui laisserait supposer qu'un petit nombre d'individus seulement ont

ainsi une maturation légèrement accélérée. Il est donc possible que les facteurs qui ont déterminé la diapause interviennent. Certaines influences pourraient ne pas inhiber totalement l'évolution des gonades pendant la période de torpeur; d'autres, au contraire, maintiendraient l'Insecte dans un état de repos absolu. Des examens histologiques comparatifs, portant sur des larves saines prêtes à la métamorphose, et sur des larves après une longue période de diapause, ne révèlent aucune différence entre les gonades des deux catégories d'individus.

On a vu (p. 75) qu'on pouvait obtenir une nymphose précoce chez des larves sous-alimentées, ce qui permet d'obtenir des adultes nains des deux sexes, viables et susceptibles de pondre.

On a également vu (p. 141) que de semblables larves peuvent entrer en diapause comme les larves normales, et donner ensuite des Mouches naines, semblables aux précédentes.

J'ai fait une série d'expériences afin de connaître la biologie comparée de ces deux catégories de Mouches naines. Les résultats obtenus sont superposables aux résultats obtenus avec les Mouches de taille normale. Il est donc inutile de les citer ici.

En résumé, on peut considérer que, dans l'ensemble, la vie d'un Insecte parfait qui a vécu en diapause à un stade qui précède la vie imaginale, n'est pas profondément modifiée, à condition toutefois que les conditions de vie imaginale soient favorables. En captivité, seuls, la longévité et le chiffre de la descendance sont moindres pour ces imagos que pour les imagos normaux.

3. — INFLUENCE DE LA DIAPAUSE SUR LA DESCENDANCE DES LUCILIA.

Tous les lots d'adultes dont l'observation est notée dans ce chapitre ont eu leur descendance suivie. Aucune différence notable n'a pu être relevée entre les œufs issus des différents élevages. Toutes les larves ont eu une croissance semblable dans des milieux identiques.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER

INFLUENCE DE LA DIAPAUSE SUR LA CROISSANCE PONDERALE DE *L. SERICATA*

I. — Croissance pondérale au cours de la vie larvaire.

1. — POIDS DES ŒUFS ET CROISSANCE PONDERALE EN MILIEU OPTIMUM. — 1.000 œufs pèsent en moyenne 82 milligrammes. C'est donc à partir de ce poids initial qu'on peut évaluer l'augmentation de poids des larves en voie de croissance. Cette augmentation a été mesurée à différentes températures et sur de nombreux lots de 100, 500 et de 1.000 larves. Les chiffres donnés dans le tableau XVI sont des moyennes résultant de ces mesures. La difficulté de maniement de larves très petites, le nombre des individus manipulés, ainsi que l'état du milieu alimentaire, rendent très difficile, sinon impossible, la déduction du poids des mues successives dans ces conditions expérimentales. De ce fait, les courbes de croissance pondérale sont des courbes incomplètes qui ne présentent pas les paliers correspondant au poids des exuvies (graphique VI).

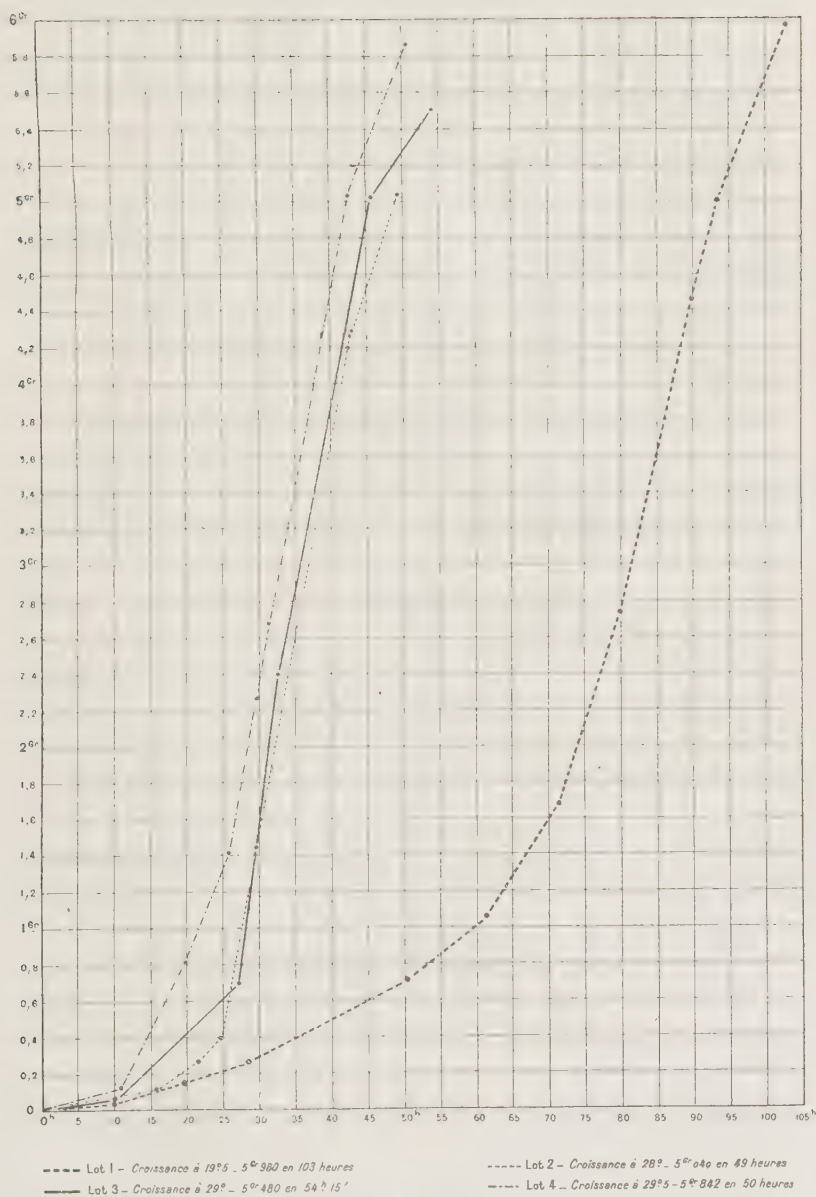
De plus, les pesées fréquentes (qui entraînent chaque fois pour le dénombrement des larves un éloignement momentané du milieu nutritif accompagné d'un nettoyage) font que ces chiffres traduisent une croissance retardée par rapport à la croissance normale. Ces chiffres expriment cependant, d'une manière suffisante, l'allure d'ensemble de la croissance dans un milieu favorable.

Dans un élevage bien conduit, la croissance peut être consi-

TABLEAU XVI. — Croissance pondérale des larves de *L. sericata* à diverses températures.
 Les poids ont été pris pour des lots de 500 ou 4.000 individus
 et ramenés au poids (en grammes) de 100 individus.

Heures de pesées	0	10	16	20	26	29	31	34	42	45	50	55	61	71	80	95	102
Poids successifs à 19°5	0,008	0,045		0,159		0,260					0,702		1,053	1,713	2,788	4,481	5,872
Poids successifs à 28°	0,008	0,066	0,413	0,283	0,435				4,277			5,604					
Poids successifs à 29°	0,008	0,068		0,706			1,444	2,441		5,042	5,807						
Poids successifs à 29°5	0,008	0,070		0,809	4,358		2,680		5,020		5,842						

GRAPHIQUE VI



Croissance pondérale des larves de *L. sericata* à diverses températures.

dérée comme terminée, lorsque le poids atteint oscille entre 5,8 et 6 grammes pour 100 larves. On a vu cependant (p. 37) que la suite du développement est semblable pour les larves qui atteignent ce poids maximum et pour celles qui ont une croissance arrêtée, alors que le poids est inférieur (voisin de 5 grammes).

2. — RELATION ENTRE LA MARCHE DE LA CROISSANCE PONDÉRALE ET LA DIAPAUSE. — Toute variation apportée dans les conditions du milieu a une répercussion sur la croissance pondérale. Celle-ci peut alors se traduire par des courbes variées, très différentes de la courbe normale, qu'il est intéressant d'analyser pour établir leurs relations possibles avec les phénomènes de diapause.

On peut envisager deux types de croissance pondérale :

a) une augmentation normale de poids correspondant à des conditions normales de milieu, mais brusquement arrêtée à une période quelconque de la vie larvaire, par suite de suppression totale d'alimentation d'une manière temporaire ou définitive ;

b) une augmentation de poids de valeur variable et anormale, causée par des conditions de milieu défavorables.

En ce qui concerne le premier type de croissance, les résultats des expériences ont été donnés (p. 64), il est inutile d'y revenir ici. On peut obtenir une croissance discontinue ou une croissance continue, brusquement arrêtée, sans reprise possible. Dans le premier cas, les larves ont reçu une alimentation discontinue ; dans le deuxième cas, une alimentation brusquement arrêtée, à une phase de leur croissance où la métamorphose est déjà possible (au 2^e stade larvaire).

Quand les conditions de milieu sont favorables, on n'observe pas de diapause chez les jeunes larves qui entrent prématurément dans le stade prénymphal (p. 75). Toutefois, ces petites larves en prénymphose sont extrêmement sensibles aux fluctuations même légères du milieu, et susceptibles, par suite, d'entrer facilement en diapause. (La limite minimum de poids est comprise entre 0 gr. 500 et 0 gr. 800 pour 100 individus). La sensibilité de ces larves aux facteurs externes s'atténue peu à peu. A partir d'un poids de 3 grammes (pour 100 larves), la

métamorphose, dans divers milieux, est semblable à celle des larves qui ont atteint leur poids maximum.

En ce qui concerne la croissance dans un milieu défavorable, l'augmentation de poids s'effectue d'une manière anormale; elle peut se traduire :

par un accroissement progressif, continu, mais inférieur à l'augmentation normale correspondant à la température de l'élevage. Ce cas se réalise, en particulier, lorsque le milieu est un peu trop sec, ou un peu trop humide ;

ou par un accroissement irrégulier, saccadé, caractérisé par des périodes où la croissance pondérale est nulle, ou plus lente que la croissance normale à la température de l'expérience. Ce cas se réalise lorsque les larves vivent dans un milieu nutritif qui n'est pas homogène

ou par des périodes d'accroissement normal ou retardé, alternant avec des phases de décroissance. Ce cas se réalise lorsque les larves vivent dans un milieu alimentaire insuffisamment renouvelé et qui, peu à peu, arrive à devenir toxique.

Ces différents aspects de la courbe de croissance sont donc toujours en relation directe ou indirecte avec des facteurs du milieu plus ou moins défavorables. De plus, ils sont toujours en relation avec une diapause qui se manifeste ultérieurement, pour une grande partie des larves au cours de la période pré-nymphale. Ce fait a été mis en évidence dans le chap. IV, 1^{re} partie.

II. — Variations de poids au cours de la période pré-nymphale et au cours de la nymphose. — La première partie de la vie larvaire correspond à un accroissement de poids. Une fois le poids maximum atteint, les périodes qui suivent, périodes pré-nymphale et nymphale, sont caractérisées par une décroissance pondérale progressive.

1. — DÉCROISSANCE NORMALE DU POIDS AU COURS DE LA PÉRIODE PRÉ-NYMPHALE (Tableau XVII). — Les chiffres donnés dans ce tableau montrent qu'à une température de 29-30° C., des lots (de 100 larves chacun) d'un poids initial voisin de 5 grammes présentent, dans des conditions de milieu optima, une diminution

de poids représentant 30 0/0 environ du poids atteint en fin de croissance.

TABLEAU XVII. — *Pertes de poids
au cours de la période prénymphale à une température
de 29-30° C.*

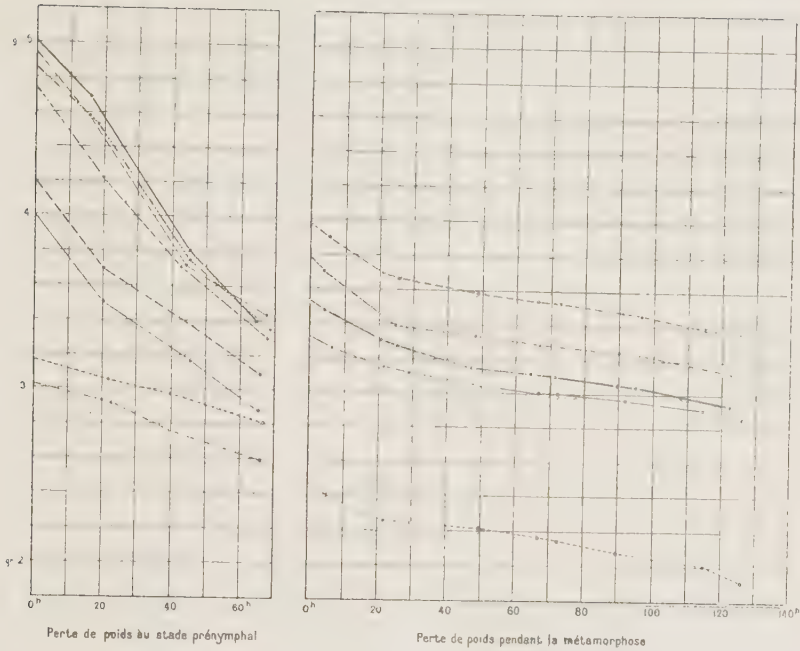
Poids des larves en fin d'alimentation (en grammes)	Poids au moment de la nymphose (en grammes)	Perte de poids en 0/0 du poids initial	0/0 de pupes dans les lots au moment de la dernière pesée	Remarques
4,871	3,450	29,1	66 0/0	} Chiffres obtenus sur des larves fréquemment manipulées
4,927	3,428	30,4	62 0/0	
5,015	3,415	31,9	71 0/0	

Comme il est impossible d'obtenir une pupaison simultanée de tous les individus dans des lots qui comprennent une certaine de larves, la dernière pesée, effectuée sur un mélange de larves et de pupes, donne un chiffre légèrement supérieur à celui qui serait donné, si le lot était totalement nymphosé, le reliquat de larves ayant encore à perdre du poids avant la formation des pupes. Pour cette raison, malgré des pesées rigoureuses, la perte de poids attribuée à la période prénymphale est un peu au-dessous de la perte vraie.

Si on exprime cette déperdition de poids sous forme de graphique, en portant en ordonnées les poids et en abscisses les heures de pesées, on observe, non seulement une perte de poids globale, sensiblement la même pour les trois lots, mais une chute de poids nettement superposable pour chacun d'eux (Graphique VII).

2. — DÉCROISSANCE DU POIDS DES LARVES QUI SE NYMPHOSENT DANS UN MILIEU NORMAL, MAIS AVANT LA FIN DE LEUR CROISSANCE (Tableau XVIII). La perte de poids, exprimée en 0/0 du poids initial, est plus faible pour ces larves que pour les larves normales, mais la courbe de décroissance présente les caractéristiques essentielles de la perte de poids de la période prénymphale normale.

GRAPHIQUE VII



Perte de poids en grammes au cours de la période prénymphale et au cours de la métamorphose.

TABLEAU XVIII. — *Perte de poids au cours de la période prénymphale par des larves privées de nourriture avant la fin de leur croissance.*

Poids des larves au début de l'expérience (en grammes)	Poids au moment de la formation des premières pupes (en grammes)	Perte de poids en 0,0 du poids initial	0/0 de pupes au moment de la dernière pesée
2,107	1,671	20,6	82 0/0
1,112	0,850	23,5	94 0/0

3. — DÉCROISSANCE NORMALE DU POIDS AU COURS DE LA MÉTAMORPHOSE (Tableau XIX). — A une température voisine de 29-30° C.

la perte de poids au cours de la métamorphose représente de 16 à 18 0/0 du poids initial des pupes. Celui-ci est pris, soit sur des lots de larves cirqueuses et déjà immobilisées en raison de la mue nymphale en cours, soit sur des lots de pupes blanches ou à peine teintées. Le chiffre 14,4 nettement inférieur aux autres, correspond à un lot où le poids initial a été établi d'après des pupes déjà brunies (1 à 2 heures après le début de la métamorphose). Ce fait montre combien le stade de l'Insecte doit être défini d'une manière précise dans toutes les mesures de cet ordre.

Si on établit une courbe de déperdition de poids en fonction du temps, on observe, ici encore, un parallélisme évident entre les déperditions progressives de chaque lot au cours de la métamorphose (Graphique VII).

TABLEAU XIX. — *Perte de poids
au cours de la métamorphose.*

Poids initial des pupes (en grammes)	Poids au moment des premières éclosions (en grammes)	Perte de poids en 0/0 du poids initial	Remarques
3,535	2,935	16,9	Larves cirqueuses
3,798	3,122	17,8	Pupes blanches
3,570	3,005	15,8	Pupes roses
3,975	3,368	15,2	Pupes roses
2,461	2,008	18,4	Pupes roses, métamorphose en atmosphère sèche
3,325	2,845	14,4	Pupes brunes après 2 h. de nymphose

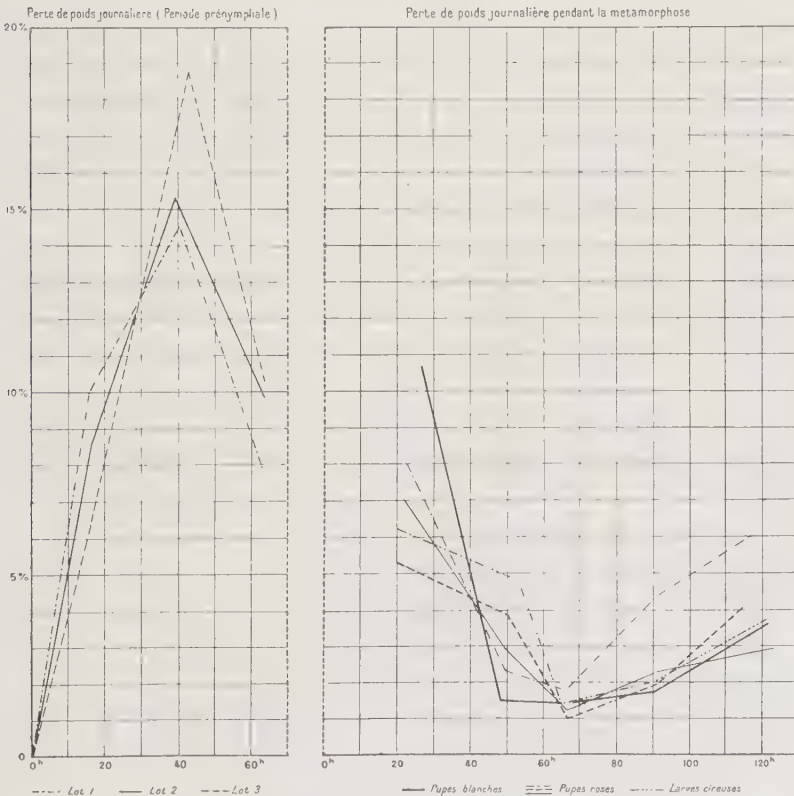
Pour rendre plus évidentes les caractéristiques de la décroissance, au lieu d'établir des courbes avec les pertes de poids successives, on peut les établir en tenant compte uniquement de la perte de poids d'une pesée à l'autre (exprimée en perte en 0/0 d'un poids par rapport au précédent), et si on porte en ordonnées les valeurs successives de la décroissance et en abscisse les heures des pesées (Graphique VIII), on obtient,

tant pour la vie larvaire que pour la période de métamorphose, les résultats suivants :

1° Un maximum de perte de poids au voisinage de la 40^e heure de vie prénymphale, suivi d'une période où la perte de poids devient de plus en plus faible, qui se poursuit jusqu'à la fin de la vie prénymphale où elle atteint son minimum pour cette période.

2° Cette décroissance de la perte de poids journalière se poursuit pendant la métamorphose. Elle devient très faible vers la 67^e-70^e heure de nymphose.

GRAPHIQUE VIII



Pertes de poids relatives, en 0/0, pendant la période prénymphale et la métamorphose.

Dès le début de la phase prénymphale et jusqu'à la fin de la métamorphose, l'Insecte, ne s'alimentant plus, vit aux dépens de ses tissus. Les pertes de poids successives, données par les diverses courbes des graphiques VII et VIII, expriment donc, en quelque sorte, la quantité des réserves consommées d'une pesée à l'autre. Cette consommation traduit, en fait, l'activité du métabolisme : perte de substances de réserve et perte d'eau organique.

Comme le point de plus grande déperdition, à 29-30° C., se trouve au voisinage de la 40^e heure de vie prénymphale et comme le point de déperdition minimum se trouve vers la 67^e-70^e heure de vie nymphale, on peut situer le maximum et le minimum d'activité physiologique à cette température.

Les mesures directes de métabolisme respiratoire confirment ces faits.

Les caractéristiques principales de la chute de poids en milieux favorables étant établies pour chaque période (prénymphale et nymphale), on peut évaluer et comparer les valeurs successives des pertes de poids dans certains milieux défavorables et envisager leurs relations avec la diapause. Mais, dans les milieux défavorables, le mode d'évaluation, pour chaque période prise isolément, est parfois difficile en raison des variations individuelles considérablement amplifiées par l'action du milieu. Dans ce cas, il y a intérêt à suivre le même lot de la fin de la croissance à l'éclosion ; c'est pourquoi je donnerai tout d'abord quelques indications sur les variations de poids d'un même lot, suivi de la fin de la croissance à l'éclosion dans un milieu normal.

III. — Perte de poids d'un même lot suivi du début de la prénymphose à l'éclosion.

1. — PERTE DE POIDS EN MILIEU NORMAL OPTIMUM. — Les données fournies par ces mesures faites à 28° C. sont données dans le tableau XX. Les pertes de poids en 0/0 sont calculées :

entre la fin de l'alimentation et la formation des premières pupes dans les lots ;

entre la formation des premières pupes et l'éclosion ;

entre la fin de l'alimentation et les premières éclosions.

TABLEAU XX. — *Pertes de poids pour 100 individus pendant la période prénymphale et la métamorphose, dans un milieu optimum à 28°C.*

Poids en fin d'alimentation (en grammes)	Poids aux premières pupes (en grammes)	Poids aux premières éclosions (en grammes)	Perte de poids en 0.0 pendant les périodes			Nombre des		
			prénymphale	nymphale	prénymphale et nymphale	éclosions	diapauses	morts
5,190	3,832	3,338	26,1	12,9	35,6	98	0	2
5,310	4,054	3,365	23,7	16,9	36,6	98	0	2
5,223	4,034	3,282	22,7	18,0	37,1	99	0	1
4,847	3,716	2,960	23,3	20,3	38,9	94	1	5

En raison des étapes choisies pour établir les rapports entre ces divers poids, on obtient ici un chiffre moyen de perte de poids, pour la période prénymphale, inférieur au chiffre établi pour cette période seule (tableau XVII). Ceci est inévitable, car, dans ce cas, le nombre des individus au stade larvaire est nettement plus grand lors de la dernière pesée faite au moment de la formation des premières pupes et non au moment où toutes les larves se sont transformées en pupes.

2. — PERTE DE POIDS AU COURS DE LA PÉRIODE PRÉNYMPHALE ET NYMPHALE DANS DES MILIEUX DÉFAVORABLES ; RELATIONS AVEC LA DIAPAUSE.

A. *Action de la sécheresse.* — L'ensemble des mesures faites à 28° C. sur des larves placées dans diverses conditions de sécheresse est donné dans le tableau XXI.

On peut distinguer trois types d'expériences.

a) Du lot 1 au lot 5.

Pour ces lots, l'atmosphère contient une quantité décroissante de vapeur d'eau pendant la période prénymphale. Le minimum d'humidité est réalisé pour le lot 5, où l'air du récipient d'élevage contient de 20 à 25 0/0 de vapeur d'eau. Le maximum d'humidité est réalisé pour le lot 1 (45 à 60 0/0 de vapeur d'eau).

TABLEAU XXI. — *Perte de poids pour 400 individus pendant la période prénymphale et la métamorphose, dans un milieu défavorable (milieu sec).*

Lots	Poids en fin d'alimentation (en grammes)	Poids aux premières pupes (en grammes)	Poids aux premières éclosions (en grammes)	Perte de poids en 0/0 pendant les périodes			Nombre des			Conditions hygrométriques	
				pré-nymphale	nymphale	pré-nymphale et nymphale	éclosions	diapauses	morts	pré-nymphose	métamorphose
1	4,207	3,386	2,658	19,4	21,5	36,7	94	2	4	45-60 0/0	20-25 0/0
2	4,032	3,479	2,419	21,3	23,0	40,4	89	2	9	25-30 0/0	id.
3	4,758	3,789	2,814	20,0	25,7	40,6	92	4	7	id.	id.
4	4,669	3,357	2,678	23,1	20,2	42,4	86	7	7	id.	id.
5	5,551	4,219	2,999	24,0	28,9	45,9	70	2	28	id.	très sec
6	5,410	3,732	1,920	31,0	48,5	61,0	25	66	9	très sec	id.
7	6,001	3,603	2,671	39,9	25,5	55,5	40	74	16	id.	id.
8	5,727	3,192	2,212	44,2	30,7	61,3	2	89	9	milieu desséché	milieu desséché

Au contraire, la période nymphale s'effectue exclusivement dans des milieux secs ou desséchés.

Dans ces conditions, la perte de poids pour la période pré-nymphale est inférieure (lot 1), puis voisine (lot 2-3), puis supérieure (lot 4) à la perte de poids obtenue dans le milieu optimum à la même température.

La perte de poids pendant la métamorphose dépasse, au contraire, le chiffre obtenu en milieu favorable.

La perte de poids globale est elle-même plus élevée que dans les conditions optima.

Dans ces conditions expérimentales voisines des conditions optima de la période prénymphale, le chiffre des larves demeurant en diapause est peu important (1 à 7). Mais, le dessèchement du milieu au cours de la période nymphale entraîne une perte d'eau trop grande, et quelques pupes n'éclosent pas, les imagos étant morts à l'intérieur du puparium sans pouvoir se libérer. Le nombre de ces pupes est d'autant plus élevé que le milieu est plus sec (4 à 28).

b) Lot 6.

L'air du récipient où sont enfermées les larves, puis les pupes, contient très peu de vapeur d'eau.

Le milieu est donc très sec pendant la période prénymphale et maintenu dans cet état au cours de la métamorphose. Dans ce cas, le nombre des larves en diapause augmente considérablement (66). Pour cette raison, en dépit des conditions de milieu, le chiffre des pupes qui meurent sans éclore est forcément plus réduit.

c) Lots 7 et 8.

Dans ces expériences, le milieu est sec pour le lot 7 et desséché (à l'acide sulfurique) pour le lot 8. Les conditions hygrométriques du milieu demeurent semblables pour les deux périodes : prénymphale et nymphale.

Dans ces conditions, la perte de poids au cours de la vie prénymphale devient de plus en plus grande ; elle peut atteindre 39,9 et 44,2 0/0 du poids initial. On observe alors une grande proportion de larves qui persistent en diapause (74 à 89 0/0), ainsi qu'une diminution correspondante de pupes qui arrivent à l'éclosion.

En résumé, la diapause due à la sécheresse est en relation avec une déperdition excessive du poids au cours de la période prénymphale. La larve subit une perte d'eau qui inhibe les processus métamorphiques.

B. *Action de l'humidité.* — L'ensemble des mesures faites sur des larves placées dans diverses conditions d'humidité est donné dans le tableau XXII.

On peut distinguer, dans la série d'expériences qui suit, deux séries de résultats, correspondant à deux types de milieu.

a) Les conditions d'humidité sont voisines de l'optimum, mais légèrement plus élevées pendant la période prénymphale. Le milieu est optimum pendant la métamorphose (lot 1). Puis, dans les lots suivants (2 à 5), l'humidité du milieu s'accroît progressivement pendant la période prénymphale, alors que la nymphose s'effectue dans un milieu voisin de l'optimum.

Dans ces conditions, on observe quelques larves en diapause dont le nombre devient progressivement plus élevé, au fur et mesure que l'humidité du milieu s'accroît. La perte de poids, entre le début de la période prénymphale et l'apparition des premières pupes, est nettement inférieure à la perte de poids, en milieu normal (17,6 à 13,4 0/0 au lieu de 23-26 0/0).

b) Les conditions d'humidité du milieu sont progressivement accrues (90 0/0 et 100 0/0 d'humidité) dans les lots 6 et 7. Dans le dernier lot, les larves sont maintenues sur du sable imbibé d'eau pendant 8 jours, puis le milieu devient progressivement sec.

Dans ces conditions, la perte de poids, au cours de la période prénymphale, tombe à 9,9 — 8,7 0/0, entre le moment où les larves commencent cette période et celui où apparaît la première pupa.

Le nombre des larves qui demeurent en diapause devient très important : 78 0/0. La mortalité au cours de la nymphose est de 21 0/0 (lot 7).

En résumé, la diapause due à l'humidité est en relation avec une perte de poids inférieure à la perte de poids en milieu optimum, ou proche de l'optimum. Un excès d'eau dans les tissus retarde donc la métamorphose.

TABLEAU XXII. — Perte de poids pour 400 individus pendant la période prénymphe et la métamorphose, dans un milieu défavorable (milieu humide).

Lots	Poids en fin d'alimentation (en grammes)	Poids aux premières pupes (en grammes)	Poids aux premières éclosions (en grammes)	Perte de poids en 0/0 pendant les périodes			Nombre des			Conditions hygrométriques	
				pré-nymphale	nymphale	pré-nymphale et nymphale	éclosions	diapauses	morts	pré-nymphose	nymphose
1	4,683	3,855	3,402	17,6	19,5	33,7	96	3	1	45-60 0/0	optimum
2	3,835	3,477	2,682	17,1	15,5	30,7	84	2	17	milieu de plus en plus humide	id.
3	4,890	4,133	3,329	15,5	19,0	31,9	83	8	15		id.
4	5,464	4,730	3,730	13,4	21,1	31,7	80	12	8		id.
5	5,187	4,540	3,631	12,4	20,0	30,0	73	22	5		id.
6	5,205	4,687	3,980	9,9	15,0	23,5	18	67	15	90-100 0/0	id.
7	3,024	2,761	1,841	8,7	33,3	39,4	1	78	21	id.	très sec

IV. — Variations de poids au cours de la diapause.

1. — POIDS AU DÉBUT DE LA DIAPAUSE. — On sait que, dès leur 2^e mue et même avant (p. 75), les larves de *L. sericata* sont susceptibles d'entrer dans la période prénymphale et, de ce fait, selon les conditions du milieu, capables de donner des nymphes ou de demeurer en diapause. En conséquence, le poids d'un lot, au début de sa diapause, peut être extrêmement variable. On ne peut donc exprimer le poids caractéristique d'un lot de larves au début de la diapause que par rapport au poids de ces larves, au moment où elles quittent leur milieu nutritif. Mais, même de cette manière, les chiffres sont variables, puisqu'une perte de poids de 44 0/0 à 28°, entraîne la diapause en milieu sec et une perte de 9 0/0 entraîne également l'arrêt du développement par suite d'excès d'humidité. Il en est de même pour les larves mises en diapause par d'autres facteurs défavorables.

Les larves en diapause durable perdent progressivement de leur poids pendant toute la durée de la vie ralentie. La rapidité et l'intensité de la chute sont inévitablement en relation avec les facteurs du milieu : température, état hygrométrique, etc. Quant à la valeur totale de la déperdition, elle est, non seulement sous la dépendance du milieu, mais également en relation avec la durée de la diapause.

2. — POIDS MINIMUM SUSCEPTIBLE D'ÊTRE ATTEINT PAR DES LARVES EN DIAPAUSE. — Comme les larves, en diapause durable dans un milieu défavorable, ont un poids progressivement décroissant, si le milieu ne change pas, ces larves finissent inévitablement par mourir. Le rapport entre le poids au moment de la mort et le poids initial est évidemment variable selon les causes initiales de la diapause. Ainsi, une larve en diapause due à un milieu sec éprouve une perte de poids plus grande au cours de sa diapause qu'une autre, dont l'arrêt de développement est dû à un séjour dans un milieu trop humide, ou dans un milieu toxique. En tenant compte de l'origine de la diapause, on peut envisager un poids minimum, au delà duquel la larve meurt, même si elle est placée dans des conditions susceptibles de rompre sa diapause. Dans ce cas encore, ce poids minimum dépend du poids atteint à la fin de la croissance.

Je donnerai un exemple concernant un arrêt de développement dans un milieu sec :

de multiples observations permettent de considérer que la diapause due à la sécheresse est celle qui entraîne les plus grandes pertes de poids. Pour un poids maximum de 5 grammes environ atteint par 100 larves à la fin de leur croissance, le poids minimum est de 1^{er},500 à 1^{er},800. Il représente par conséquent environ 68 0/0 du poids initial.

Ce poids minimum est obtenu après un séjour en milieu sec, d'une durée de 3 mois, à la température de 18-20° C. Au delà d'une perte de 68 0/0, la rupture de la diapause est impossible et les larves meurent, lors de leur transport en milieu susceptible de les réactiver.

Les larves en diapause due à l'action d'autres facteurs du milieu sont plus fragiles et meurent bien avant d'avoir atteint ce poids minimum.

Des larves prises au cours de la croissance (1^{er},5 à 1^{er},7 pour 100 larves), qui se trouvent dans la période prénymphale, à la suite du jeûne, et en diapause déterminée par l'action de la sécheresse, sont maintenues à une température de 18-20° C. La réactivation de ces larves n'est plus possible si la perte de poids excède 28 à 30 0/0 du poids initial.

On voit encore, par ces exemples, combien il est indispensable de connaître, non seulement les facteurs du milieu qui agissent sur des Insectes, mais, également, le stade précis où les influences extérieures ont agi. Sans ces données, les résultats obtenus ne peuvent être d'aucune utilité pour l'étude expérimentale de la diapause et pour son interprétation.

Les mesures qui suivent ont été faites en majeure partie sur des larves en diapause durable à la suite de l'action de la sécheresse et de températures diverses. Cette modalité de diapause, une des plus fréquentes, est souvent une des moins faciles à rompre.

3. — COMPARAISON DES POIDS SECS DE LARVES NORMALES ET DE LARVES EN DIAPAUSE. — La comparaison des poids secs de larves en fin de croissance et de larves prises après un mois et demi et

2 mois de diapause causée par l'action d'un milieu sec et d'une température de 18-20° C. est donnée dans le tableau XXIII.

TABLEAU XXIII. — *Rapport entre le poids sec et le poids frais des larves saines et des larves en diapause.*

Poids frais de 1.000 larves (en grammes)	Poids secs de 1.000 larves (en grammes)	Perte totale d'eau (en grammes)	Perte en 0/0 du poids initial	État des larves
<i>Larves normales</i>				
45,726	12,669	33,057	72,3	Fin d'alimentation
48,990	13,971	35,019	71,4	Fin de digestion
45,705	11,942	33,763	73,5	id.
44,410	12,361	32,049	72,1	id.
<i>Larves en diapause due à la sécheresse ayant pesé, en fin d'alimentation, 46 à 47 gr.</i>				
26,892	9,349	17,543	65,2	Diapause de 2 mois
26,183	9,183	17,000	64,9	id.
25,868	9,202	16,666	64,4	id.
18,511	8,641	9,870	53,3	Diapause de 3 mois 1/2

Les chiffres donnés dans ce tableau correspondent à des mesures faites sur deux séries de larves.

Les unes sont prises vers la fin de leur croissance et pèsent en moyenne de 46 à 47 grammes pour 1.000 individus, les autres sont des larves prises au cours de la diapause. Ces dernières, à la fin de leur croissance, pesaient également de 46 à 47 gr. (p. 1.000 larves).

On remarque que la perte en eau des larves normales correspond à un chiffre moyen de 72,3 0/0 du poids frais et que la perte en eau des larves en diapause n'est plus que de 64,8 0/0 de leur poids frais.

Chez les larves en diapause, par l'action d'un milieu sec, la teneur relative en eau diminue donc sensiblement. Plus la diapause se prolonge, ou plus la sécheresse du milieu augmente, plus la proportion d'eau organique des larves diminue.

V. — Variations de poids après la rupture de la diapause. — Pour suivre les variations du poids des larves au cours des expériences qui déterminent la reprise du développement, il est indispensable de prendre des larves assez éloignées de leur limite de résistance. Les pesées successives entraînent toujours une manipulation préjudiciable aux larves affaiblies par une diapause prolongée.

1° POIDS DE LARVES EN DIAPAUSE DUE A LA SÉCHERESSE, APRÈS ESSAI DE RÉACTIVATION PAR LA CHALEUR SEULE. — Des larves en diapause provoquée par la sécheresse et un séjour à une température de 18-20° C. sont transportées à une température plus élevée.

Un essai de rupture d'une telle diapause est tenté en faisant agir un choc thermique seul, accompagné ou non d'autres excitants : lumineux, ou mécaniques : frictions, piqûres, etc. Les résultats des mesures faites sur ces larves sont donnés dans le tableau XXIV.

A l'origine, toutes ces larves avaient, en fin de croissance, un poids de 4^{gr},9 à 5^{gr} (pour 100 individus).

Aussitôt après le choc thermique, la perte de poids journalière qui était relativement faible à 18-20° C. devient plus rapide. Donc, si on cherche à réactiver les larves de cette manière, on détermine tout de suite une accélération de la perte de poids. Dans ces conditions, le nombre des pupes formées est insignifiant (3 et 10 0/0) ou nul dans la plus grande partie des cas. Les rares larves qui se nymphosent se trouvent dans les lots dont le poids est le plus élevé au début de l'expérience, c'est-à-dire dont la vie préalable en diapause a été la plus courte.

Dans tous les lots on observe une proportion très grande de larves qui persistent en diapause.

Le choc thermique, inopérant pour rompre la diapause due à la sécheresse (p. 154), détermine, par contre, une mortalité importante. Plus le poids des larves est faible au début de l'expérience,

TABLEAU XXIV. — *Variations de poids des larves en diapause au cours d'un essai de réactivation par choc thermique.*

Lots	Poids des larves en diapause (en grammes)	Poids aux premières pupes (en grammes)	Poids aux premières éclosions (en grammes)	Perte de poids en 0,0 pendant les périodes			Nombre des			Mortalité		Température de l'exp.	Écarts des températures
				pré-nymphale	nymphale	au cours de l'exp.	pupes	larves restant en diap.	éclosions	larvaire	pupale		
1	3,431	2,949	2,280	5,7	22,6	27,1	3	51	2	46	1	30°	10-12°
2	3,463	2,973	2,527	6,1	45,0	20,1	10	49	7	41	3	29°	9-11°
3	2,761	—	2,055 ⁽¹⁾	—	—	25,2 ⁽¹⁾	0	32	0	68	0	30°	10-12°
4	2,688	—	2,030 ⁽¹⁾	—	—	24,4 ⁽¹⁾	0	28	0	72	0	30°	10-12°
5	2,646	—	2,059 ⁽¹⁾	—	—	22,1 ⁽¹⁾	0	33	0	67	0	28°	8-10°

⁽¹⁾ Les poids et les pertes de poids de ces lots sont calculés pour des durées qui correspondent au temps d'apparition des premières éclosions dans les deux premiers lots.

c'est-à-dire plus la durée de la diapause a été longue, plus le choc thermique suivi d'un séjour à une haute température est nuisible. Le préjudice causé aux larves est nettement accusé par le taux croissant de la mortalité dans les divers lots observés.

2. — POIDS DE LARVES EN DIAPAUSE DUE A LA SÉCHERESSE APRÈS RÉACTIVATION PAR LA CHALEUR HUMIDE. — Des larves en diapause provoquée par la sécheresse et un séjour à 8-20° C. sont réactivées par un milieu très humide (présence d'eau libre), à 24 ou 33° C.

Les résultats des pesées de ces larves et l'évolution ultérieure de ces dernières sont donnés dans le tableau XXV.

Toutes ces larves en fin de croissance pesaient de 4^{gr} 9 à 5 gr. (pour 100 individus). Dès leur transport en milieu humide, contrairement au cas précédent, le poids de ces larves augmente rapidement. Selon les lots, l'augmentation de poids, lorsqu'elle atteint son maximum, représente 10 à 24 0/0 du poids des larves au début de l'expérience. L'augmentation est d'autant plus forte que le poids des larves était plus faible au début de l'expérience, c'est-à-dire que la durée de leur vie antérieure en diapause avait été plus longue.

La nymphose se produit, parfois quand les larves ont atteint leur augmentation maximum. D'autres fois, au contraire, les larves après avoir augmenté de poids ne se nymphosent pas immédiatement et leur poids tombe légèrement avant le début de la métamorphose.

Ce fait ne se produit que lorsque les larves, très déshydratées, absorbent une quantité d'eau qui dépasse leurs besoins. Dans ce cas, si le milieu demeure humide, ces larves peuvent même effectuer une deuxième diapause due, cette fois, à l'excès d'eau (p. 157). Si, une fois le poids maximum acquis, le milieu se dessèche légèrement, ces larves perdent l'eau absorbée en excès et se nymphosent.

Comme pour les lots normaux, une fois les larves nymphosées, la période de métamorphose est caractérisée par une chute progressive du poids.

En comparant le poids des larves en diapause au début de l'expérience et le poids des pupes, alors qu'elles sont prêtes

TABLEAU XXV. — *Variations de poids et évolution de 400 larves en diapause réactives par la chaleur humide.*

Poids des larves en diapause (en grammes)	Poids aux premières pupes (en grammes)	Poids aux premières éclosions (en grammes)	Poids maximum acquis en 0/0	Perte de poids pendant la nymphose en 0/0	Gains et pertes totaux à l'éclosion en 0/0	Nombre de pupes	Nombre de larves persistant en diap.	Nombre d'éclosions	Nombre de larves mortes	Nombre de pupes mortes	Température de l'exp.	Ecart de température
3,450	3,465	3,465	40,0	9,2	— 0,44	87	4	81	9	6	33°	44°
3,034	3,640	3,060	20,0	45,2	+ 0,9	89	1	76	40	43	33°	44°
2,221	2,647	2,342	19,2	9,9	+ 5,4	74	7	67	19	7	24°	5°
2,109	2,612	2,203	23,8	45,6	+ 2,8	44	3	35	56	6	33°	44°

à éclore, on remarque que, malgré la déperdition correspondant à la période de métamorphose, les poids sont plus élevés à la fin de l'expérience qu'à son début. Autrement dit, les pupes prêtes à éclore sont plus lourdes que ne l'étaient les larves en diapause.

Pour chaque lot, les chiffres correspondant aux dernières pesées ne peuvent être cependant comparés entre eux que sous réserves, en raison de la mortalité différente dans chacun d'eux. Pour cette dernière pesée, les pupes et les larves mortes sont maintenus dans les lots.

3. — POIDS DE LARVES EN DIAPAUSE DUE A UN MILIEU HUMIDE. — Les variations de poids sont tout autres si les larves sont en diapause à la suite d'un séjour dans un milieu où l'humidité est excessive. Dans ce cas, lors de la reprise du développement, la perte de poids se poursuit, sans interruption, du stade larvaire à l'éclosion.

VI. — Physiologie de la larve pendant la diapause. Rôle de l'eau alimentaire et de la digestion.

1. — DIAPAUSE DUE A LA SÉCHERESSE. — De quelle manière les larves en diapause reprennent-elles de l'eau et du poids, lors de leur réactivation par la chaleur et l'humidité ?

Dès le début d'une telle diapause durable, les larves demeurent immobiles. Au cours des deux premières semaines à 18-20° C., les larves, ramenées à la surface du sable dans lequel elles s'étaient enfouies, restent inactives pendant un temps variable, puis, se mettent peu à peu en mouvement et s'enfouissent à nouveau lentement dans le sable.

Au contraire, des larves en diapause depuis 3 ou 4 semaines ne réagissent plus lorsqu'on les sort du milieu où elles s'étaient enfouies. Elles restent immobiles à la lumière du jour, dans un état de demi-contraction. Cette indifférence aux excitants lumineux, même s'ils sont intenses, va en augmentant au fur et à mesure que la diapause se prolonge.

Lors de la réactivation par la chaleur et l'humidité, les larves reprennent peu à peu leur activité. Elles continuent à ne pas réagir aux excitants lumineux et se localisent dans les zones les plus humides.

Comme, parfois, la réactivation est possible pour certaines larves dans un milieu dont l'atmosphère est très chargée de vapeur d'eau, et comme, dans ces conditions, le poids des larves augmente légèrement, on peut supposer que l'eau est entrée dans les tissus par les trachées. Dans la majorité des cas, la quantité d'eau absorbée sous cette forme est insuffisante et le contact avec de l'eau libre est indispensable. Dans ce cas, on pourrait supposer que l'entrée de l'eau dans l'organisme de ces larves, d'aspect inerte, se fait à la fois par les trachées et par les téguments. En effet, dès la fin de la croissance, les larves normales éliminent intégralement le contenu de leur tube digestif et, pendant toute la période prénymphale, sont vivement repoussées par les aliments habituels et par l'eau. Par contre, le comportement des larves en diapause est tout différent. Dès que ces larves sont en contact avec de l'eau, elles l'absorbent activement. L'eau reprise par les tissus est donc apportée par la voie digestive.

Le fait est très facile à mettre en évidence en donnant aux larves une eau légèrement colorée de bleu de méthylène ou de rouge neutre ; on voit alors le jabot, puis l'intestin, se remplir de liquide coloré.

De toute évidence, la deshydratation au cours de la diapause entraîne des modifications dans les tissus larvaires. Ces modifications sont apparentes sur les larves vivantes, sans aucune préparation. A travers les téguments larvaires, le corps adipeux se montre nettement dissemblable de celui des larves normales.

Chez les larves dont l'évolution est continue, le tissu adipeux au cours de la période prénymphale change progressivement de couleur ; de blanc jaunâtre, il devient peu à peu jaune pâle, puis, jaune clair rosé. En raison de la transparence des téguments, on peut nettement voir au microscope les diverses nappes de corps gras de ces larves saines, lorsqu'on les aplatit entre deux lames de verre. Ces nappes sont constituées par les grandes cellules bien connues, à contours arrondis. Ces cellules, dont le noyau est visible, sont turgescentes et bourrées de granules graisseux.

Au cours de la diapause, le tissu adipeux, plus foncé que celui des larves normales, devient d'un volume de plus en plus réduit. Les contours des cellules s'estompent, le noyau est de

moins en moins visible, les granules graisseux sont indistincts. Ensuite, tout l'ensemble du tissu adipeux se plisse et, vers la limite de résistance de la larve, les diverses nappes de corps gras ne peuvent plus être distinguées les unes des autres.

Dès que la larve ingère de l'eau, on peut suivre, dans un temps très court, la marche inverse des phénomènes : déplissement rapide des diverses nappes graisseuses, éclaircissement et mise en évidence du noyau de chaque cellule.

2. — DIAPAUSE DUE AU FROID INTENSE OU A LA SÉCHERESSE SUBIS AU COURS DE LA PREMIÈRE PHASE DE VIE PRÉNYMPHALE. — On a vu qu'en soumettant des larves, à la fin de leur alimentation, à un froid vif (p. 83) ou à une sécheresse intense (p. 92), on détermine un arrêt de développement qui persiste aux températures optima. La dissection de ces larves, au cours de leur diapause, montre que leur tube digestif reste encombré de nourriture que la larve ne digère ni n'élimine. Ces résidus alimentaires se trouvent généralement dans la partie terminale du tube digestif. Leur abondance diffère d'un individu à l'autre ; mais, si infime que soit la quantité de ces substances résiduelles, la diapause persiste. Elle ne cesse que lorsque le tube digestif est vide.

Dans ce cas encore, l'ingestion d'eau, accompagnée ou non d'un choc thermique, ou parfois un choc thermique seul, peuvent, selon l'état particulier des individus, stimuler la reprise d'un métabolisme plus actif, qui favorise l'évacuation du tube digestif et par conséquent la métamorphose.

3. — DIAPAUSE DUE A UNE ALIMENTATION DÉFECTUEUSE. — Les arrêts de développement durables, causés par une alimentation défectueuse accompagnée ou non d'une insuffisance d'eau alimentaire, se traduisent également par un encombrement des voies digestives. En cas d'insuffisance d'eau, les déchets intestinaux s'agglomèrent en amas compacts. Certains de ces amas arrivent parfois à perforer la paroi intestinale et à passer dans la cavité générale. Ces larves ne meurent cependant pas immédiatement ; souvent même leur diapause peut être rompue par une ingestion d'eau accompagnée d'un choc thermique. Le développement se poursuit alors normalement lorsque les résidus demeurés dans l'intestin sont évacués. Les petites

masses de déchets demeurent accumulées sur la paroi externe du tube digestif et ne semblent pas apporter de perturbations particulières au cours du développement ultérieur, malgré le traumatisme que représente la perforation de l'intestin larvaire et la présence d'un corps étranger dans l'organisme au cours de la métamorphose.

4. — DIAPAUSE DUE AUX COMPRESSIONS. — Les compressions ont un rôle bien différent de celui des facteurs précédents dans le déterminisme de la diapause. Toutefois, si la compression s'exerce, alors que la larve possède encore des aliments dans le tube digestif, elle empêche l'expulsion des derniers déchets et la diapause qui suit peut être, comme précédemment, attribuée à des perturbations dans la fonction digestive, mais en partie seulement.

Par contre, si la compression s'exerce à un moment quelconque de la période prénymphale, alors que le tube digestif est complètement vide, on remarque que ces compressions inhibent le fonctionnement normal du vaisseau dorsal. Celui-ci ne présente plus que des contractions incomplètes et très espacées ; elles inhibent également le fonctionnement de toute la musculature, qui joue un rôle important, d'une part dans le fonctionnement respiratoire, d'autre part dans l'élimination des mues.

Les compressions déterminent la diapause par un ralentissement brusque ou progressif de la fonction respiratoire et du rythme cardiaque, auquel s'ajoute parfois un arrêt dans la digestion, si les compressions agissent à la première phase de la période prénymphale, et une inhibition de la mue.

CHAPITRE II

INFLUENCE DE LA DIAPAUSE SUR LE MÉTABOLISME DE *L. SERICATA*

I. — **Métabolisme normal.** — La mesure de l'activité respiratoire est un moyen précieux pour évaluer l'état physiologique d'un Insecte. Les échanges gazeux subissent, en effet, des variations importantes au cours du cycle individuel, même lorsque celui-ci est normal. Ces variations sont de plus grande amplitude lorsque la durée du cycle est modifiée par des phénomènes de diapause.

Ici encore, il est indispensable de connaître les différentes valeurs du métabolisme respiratoire dans les conditions optimales aux diverses phases du cycle individuel, afin de pouvoir évaluer et comparer ces mêmes valeurs, avant la diapause, pendant son cours ou après sa rupture.

1. — VARIATIONS DU MÉTABOLISME AU COURS DE LA CROISSANCE LARVAIRE (Tableau XXVI).

A. *Quotient respiratoire à différents stades de la période de croissance.* — Au cours de la période de croissance, le quotient respiratoire oscille entre 0,76 et 0,82.

B. *Intensité respiratoire à différents stades de la période de croissance.* — L'intensité respiratoire subit de grandes variations au cours de la période de croissance. Les chiffres donnés dans le tableau XXVI expriment les diverses valeurs de cette intensité, évaluée par l'oxygène consommé en une heure, d'une part, pour des lots de 100 larves, d'autre part, pour 1 gramme de larves. Comme les larves ont des poids variables, le dernier mode d'évaluation permet de comparer plus exactement les valeurs successives de l'intensité des échanges.

TABLEAU XXVI. — *Métabolisme larvaire normal pendant la période de croissance.*

Lots	N ^{os} des pesées	Poids de 100 larves (en grammes)	Température	Quotient respiratoire	Intensité respiratoire de 100 larves en cm ³ O ₂ par heure	Intensité respiratoire en cm ³ O ₂ par gramme-heure	Etat des larves et conditions de milieu
1	1	0,505	32°	0,76	4,14	8,20	Milieu optimum. Fin alimentation.
	2	4,466	id.	0,81	6,35	5,44	
	3	2,007	id.	0,81	41,38	5,67	
	4	3,815	id.	0,73	48,75	4,92	
	5	4,825	id.	0,81	45,47	3,45	
2	1	0,270	33°	0,77	4,68	6,22	Fin alimentation. Entrée pér. prénymph.
	2	4,812	id.	0,76	46,35	3,43	
	3	3,470	id.	0,82	3,47	4,00	
	4	3,373	id.	0,80	4,70	4,39	
3	1	3,399	32°	0,77	17,68	5,20	Fin alimentation milieu sec.
	2	4,695	id.	0,71	9,57	2,04	
4	1	4,824	46°	0,76	3,97	0,82	Fin alimentation.

La série de mesures correspondant aux lots 1 et 2 montre que 100 larves, en voie de croissance, à 32-33° C., font une consommation de plus en plus grande d'oxygène, tant que dure la phase de nutrition, exception faite des dernières heures de la période de croissance, où on observe une diminution sensible de l'activité respiratoire. Cette diminution correspond à la période où la rapidité de la croissance pondérale se ralentit (p. 191). Mais, si l'intensité respiratoire est évaluée par rapport aux poids, on obtient un résultat bien différent du précédent. L'intensité des échanges diminue graduellement, de l'éclosion à la fin de la croissance.

La température joue un rôle de première importance dans l'activité des échanges gazeux. Ainsi, un lot, en fin d'alimentation (lot 1, n° 5), consomme 3,15 cm³ d'oxygène par gramme et par heure à 32° C., alors que la consommation n'est que de 0,82 cm³ à une température de 15° C. (lot 4, n° 1).

Tous les autres facteurs du milieu ont également une influence sur le métabolisme respiratoire. Si on compare les chiffres obtenus en fin de croissance dans un milieu optimum (lot 1, n° 5) et dans un milieu sec par exemple (lot 3, n° 2), on voit qu'à une même température, 32° C., la consommation d'oxygène, par heure et par gramme, tombe de 3,15 à 2,04.

2. — VARIATIONS DU MÉTABOLISME AU COURS DE LA PÉRIODE PRÉNYMPHALE. Tableau XXVII. Graphique IX.

A. *Quotient respiratoire*. — Le quotient respiratoire au cours de la période prénymphe est, en moyenne, inférieur à celui qui est observé au cours de la période de croissance.

A 30-32° C., par exemple, le quotient a une valeur décroissante entre la première et la 45^e heure environ de vie prénymphe : en moyenne, il tombe de 0,75 à 0,65 ; il remonte ensuite légèrement, au cours des heures qui précèdent la nymphe (0,68).

B. *Intensité respiratoire*. — A 30-32° C., l'intensité respiratoire décroît également pendant les 45 premières heures de vie prénymphe et reprend avant la métamorphose. Les mêmes caractéristiques se retrouvent dans les courbes qui expriment les diverses valeurs de l'intensité respiratoire, que

TABLEAU XXVII. — *Métabolisme larvaire normal pendant la période prénymphe.*

Lots	N ^{os} des larves pesées	Age des larves en heures	Poids de 100 larves (en grammes)	Température	Quotient respiratoire	Intensité respiratoire de 100 larves en cm ³ O ₂ par heure	Intensité respiratoire en cm ³ O ₂ par gramme-heure	Conditions de milieu
1	1	2	4,927	30-32°	0,79	44,95	3,03	Obscurité. 1 ^{er} jour milieu sec ensuite humidité optimum
	2	45	4,501	id.	0,75	3,56	0,79	
	3	41	3,804	id.	0,61	2,04	0,53	
	4	60	3,428	id.	0,65	3,48	1,01	
2	1	2	5,015	30-32°	0,78	45,66	3,12	Obscurité. Humidité optimum
	2	26	4,688	id.	0,70	3,89	0,83	
	3	45	3,818	id.	0,63	4,79	0,47	
	4	60	3,415	id.	0,68	3,70	1,10	
3	1	0	4,871	30-32°	0,74	17,39	3,57	Lumière. Humidité optimum
	2	15	4,389	id.	0,72	3,70	0,84	
	3	46	3,748	id.	0,63	2,98	0,80	
	4	64	3,450	id.	0,65	8,70	2,52	
4	1	10	4,870	33°	0,71	41,55	2,37	Obscurité. Humidité optimum
	2	17	4,254	id.	0,70	4,30	1,01	
	3	50	3,960	id.	0,71	7,39	1,87	
	4	85	4,008	id.	0,70	3,62	1,02	
5	1	0	5,943	28°	0,75	9,70	1,63	Obscurité. Humidité optimum
	2	16	4,648	id.	0,73	6,98	1,50	
	3	50	4,430	id.	0,68	1,99	0,45	
	4	85	4,008	id.	0,70	3,62	1,02	

TABLEAU XXVIII. — *Métabolisme larvaire au cours de la première phase de vie prénymphale.*

Lots	Age des larves en heures	Poids de 100 larves (en grammes)	Température	Quotient respiratoire	Intensité respiratoire de 100 larves en cm ³ O ₂ par heure	Intensité respiratoire en cm ³ O ₂ par gramme-heure	Conditions de milieu
1	0	4,871	30-32°	0,74	47,39	3,57	Lumière. Humidité optimum. Obscurité. Sec.
2	2	5,015	id.	0,78	45,66	3,12	
3	2	4,927	id.	0,79	44,95	3,03	
4	3	5,375	id.	0,75	44,21	2,64	
5	5 40	5,576 4,870	31° id.	0,76 0,71	43,84 41,55	2,48 2,37	Obscurité. Humidité optimum. Obscurité. Sec.
6	0	5,472	28°	0,79	9,75	1,78	
7	0 42	5,943 5,044	28° id.	0,75 0,73	9,70 7,94	1,63 1,57	

celle-ci soit calculée pour 100 individus ou par gramme de larves (Graphique IX).

Au début de la période prénymphale, le maximum de consommation d'oxygène est de 15 cm^3 environ par heure et par 100 larves et $3,05 \text{ cm}^3$ par gramme-heure (lot 1, n° 1).

Vers la 45^e heure, on observe donc la consommation minimum d'oxygène qui est de $2,3 \text{ cm}^3$ par heure pour 100 larves et $0,60 \text{ cm}^3$ en moyenne par gramme-heure (lots 1, 2, 3, n°s 3).

Lors de la reprise du métabolisme avant la métamorphose, le volume d'oxygène consommé est alors de $5,3 \text{ cm}^3$ par heure pour 100 larves et $1,5 \text{ cm}^3$ par gramme-heure (lots 1, 2, 3, n°s 4).

On voit ainsi, que la période de plus grande consommation d'oxygène correspond à la première phase de vie prénymphale, c'est-à-dire à la période où la larve digère les derniers aliments absorbés au cours de la période de croissance. Pendant toute la durée de la digestion, l'intensité respiratoire, tout en étant élevée, décroît progressivement (Tableau XXVIII, lots 5 et 7). Elle est indépendante du poids et, au contraire, en relation avec l'état physiologique des larves.

Une fois l'intestin complètement débarrassé des derniers déchets alimentaires, l'activité respiratoire tombe brusquement et diminue ensuite progressivement, pour atteindre un chiffre minimum. Les mesures correspondant à cette deuxième phase de la vie prénymphale sont données dans le tableau XXIX.

TABLEAU XXIX. — *Métabolisme larvaire*
au cours de la deuxième phase de vie prénymphale
(entre la 40^e et la 45^e heure).

Lots	Poids de 100 larves (en grammes)	Température	Quotient respiratoire	Intensité respiratoire de 100 larves en $\text{cm}^3 \text{ O}_2$ par heure	Intensité respiratoire en $\text{cm}^3 \text{ O}_2$ par gramme-heure	Conditions de milieu à l'obscurité
1	3,748	30-32°	0,63	2,98	0,80	Optimum.
2	3,804	id.	0,61	2,04	0,53	Humide.
3	3,818	id.	0,63	1,79	0,47	Sec.
4	4,430	28°	0,68	1,99	0,45	Sec.

C. *Influence du milieu sur le métabolisme, au cours de la période prénymphale.* — Pendant cette période, comme au cours de la période précédente, les variations de milieu ont une répercussion immédiate sur l'activité du métabolisme.

La sécheresse diminue les échanges comme on le constate d'après les mesures faites sur les lots 3 des tableaux XXVIII et XXIX.

La température augmente par contre l'intensité respiratoire, comme le montrent les mesures faites sur les divers lots des tableaux XXVIII et XXIX. Il en est de même pour la lumière et les excitations mécaniques, qui entraînent une agitation des larves et par suite des modifications correspondantes dans l'intensité respiratoire.

Ces derniers faits montrent que divers lots de même origine présentent parfois des intensités de métabolisme variées, et cela sans cause apparente si on n'a pris soin d'analyser les moindres variations de milieu. A certains stades, la répercussion des actions extérieures est souvent importante, même si ces actions semblent négligeables, parce qu'elles n'entraînent pas de modifications visibles ou immédiates chez les larves. Dans ce cas, les mesures de métabolisme sont un précieux moyen d'analyse; elles aident ainsi à faire comprendre la genèse de la diapause et confirment, tout en les précisant, les expériences données dans la première partie de ce travail.

3. — VARIATIONS DU MÉTABOLISME AU COURS DU PASSAGE DU STADE PRÉNYMPHAL AU STADE NYMPHAL. — Si on compare l'intensité du métabolisme aux dernières heures de vie prénymphale à celle qui correspond au passage du stade larvaire au stade nymphal (passage de larves ciréuses aux pupes brunes), on peut noter les résultats suivants (Tableau XXX, lots 1-3, 4-6).

A. *Variations du quotient.* — Les variations du quotient respiratoire sont peu importantes.

B. *Intensité respiratoire.* — L'intensité respiratoire s'accroît nettement au cours de la pupaison, accentuant encore l'augmentation d'intensité déjà notée au cours des dernières heures de vie prénymphale.

TABLEAU XXX. — *Métabolisme au cours de la dernière phase de vie prénymphale et au cours du passage du stade larvaire au stade nymphal.*

Lots	Poids de 100 larves (en grammes)	Température	Quotient respiratoire	Intensité respiratoire de 100 larves en cm ³ O ₂ par heure	Intensité respiratoire en cm ³ O ₂ par gramme-heure	Etat des larves
1	3,428	30°	0,65	3,48	1,01	Dernières heures de vie larvaire.
2	3,415	id.	0,68	3,75	1,10	
3	—	id.	0,61	2,30		
4	2,737	30°	0,67	4,07	1,49	Larves — pupes.
5	3,535	id.	0,67	7,52	2,13	L. cireuses — p. roses.
6	3,798	id.	0,67	5,17	1,36	Larves — p. blanches.

4. — VARIATIONS DU MÉTABOLISME AU COURS DE LA MÉTAMORPHOSE. (Tableau XXXI, graphique IX).

TABLEAU XXXI. — *Variations du métabolisme au cours de la métamorphose.*

Lots	Age des pupes (en heures)	Poids de 100 pupes (en grammes)	Température	Quotient respiratoire	Intensité respiratoire pour 100 pupes en cm ³ O ₂ par heure	Intensité respiratoire en cm ³ O ₂ par gramme-heure
1	0	3,798	33°	0,67	5,17	1,36
	32	3,390	id.	0,61	1,48	0,44
	95	3,240	id.	0,61	1,95	0,60
2	0	3,570	30-32°	0,68	4,46	1,25
	20	3,420	id.	0,67	1,55	0,45
	68	3,187	id.	0,54	1,23	0,38
	140	2,868	id.	0,71	3,81	1,33
3	0	3,325	30-32°	0,62	3,69	1,13
	48	3,148	id.	0,52	1,57	0,50
	67	3,020	id.	0,63	1,35	0,45
	91	2,902	id.	0,69	3,21	1,11
	140	2,845	id.	0,69	4,23	1,49
4	0	3,975	30-32°	0,65	3,43	0,80
	21	3,695	id.	0,62	1,48	0,40
	65	3,540	id.	0,61	1,33	0,34
	90	3,468	id.	0,67	2,25	0,65
	140	3,245	id.	0,69	4,43	1,37

A. *Variations du quotient.* — Le quotient respiratoire baisse progressivement jusqu'à un minimum qui se trouve (pour une température de 30-32° C.) entre la 60^e et la 65^e heure depuis le début de la métamorphose, et il remonte ensuite graduellement jusqu'à l'éclosion, où il atteint une valeur qui correspond à celle des Mouches fraîchement sorties du puparium et maintenues à l'obscurité (Tabl. XXXI-XXXII).

TABEAU XXXII. — *Métabolisme des Mouches normales dans diverses conditions de milieu.*

Lots	Poids de 100 Mouches (en grammes)	Température	Quotient respiratoire	Intensité respiratoire pour 100 Mouches en cm ³ O ² par heure	Intensité respiratoire en cm ³ O ² par gramme-heure	Etat des Mouches. Conditions de milieu
1	2,696	32-33°	0,71	11,60	4,30	Alimentées. Mainte- nues lumière. id. Venant d'éclore. Lu- mière. Venant d'éclore. Obs- curité. Venant d'éclore. Obs- curité. Humidité.
2	2,577	29°	0,77	10,20	4,00	
3	2,262	id.	0,63	6,64	2,93	
4	2,845	17°	0,73	1,77	0,62	
5	2,288	15°	0,65	0,95	0,42	

B. *Intensité respiratoire.* — L'intensité est également variable au cours de la métamorphose.

Lorsque les pupes se forment, et que la chitine du puparium est complètement brunie, la consommation d'oxygène, qui est alors voisine de 1,7 cm³ par gramme et par heure, tombe rapidement. Vers la 20^e heure de métamorphose, cette consommation n'est déjà plus que de 0,4 cm³. Le minimum d'intensité respiratoire se trouve situé entre la 60^e et 65^e heure depuis le début de la nymphose, c'est-à-dire au moment où le quotient respiratoire a également sa valeur la plus basse. Entre la 60^e heure et l'éclosion, cette intensité remonte et, aux dernières heures de la métamorphose, la consommation d'oxygène, évaluée par gramme et par heure, est sensiblement la même que celle des Mouches à l'éclosion, lorsqu'elles sont maintenues à l'obscurité.

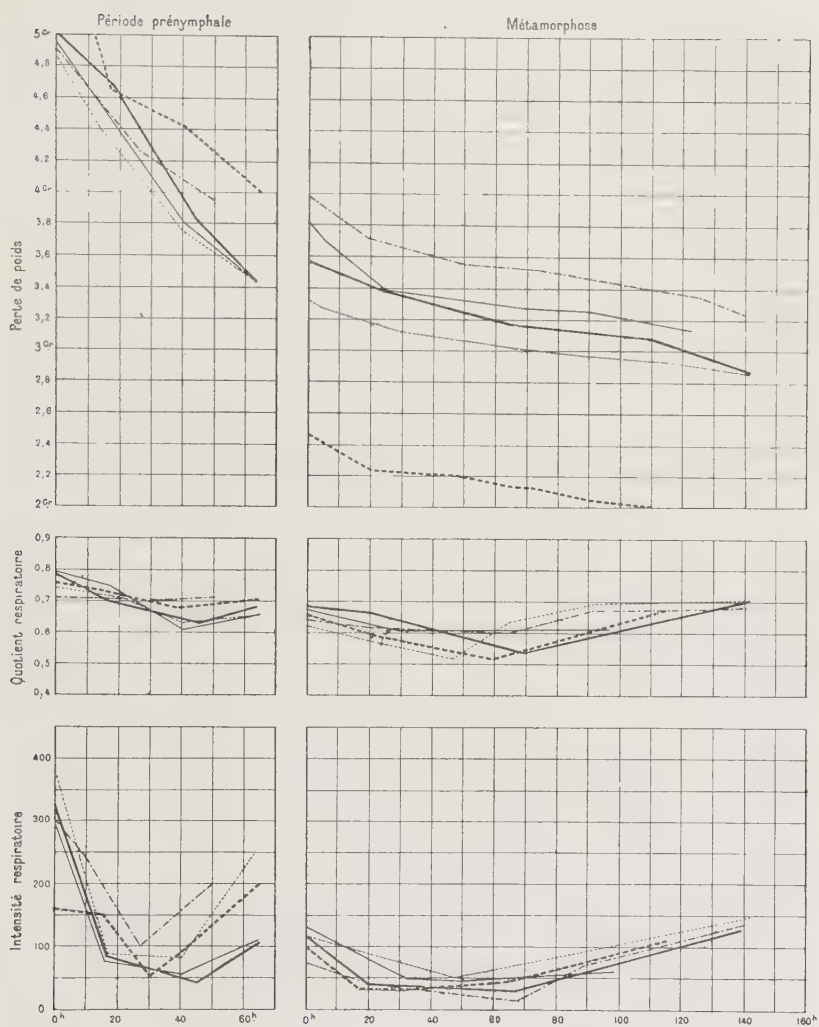
5. — MÉTABOLISME DES MOUCHES. — Sans insister ici sur le métabolisme respiratoire de la Mouche, les chiffres donnés (Tableau XXXII) montrent l'influence considérable du milieu et de l'état physiologique sur l'activité des échanges.

6. — RELATIONS ENTRE LA COURBE DU MÉTABOLISME RESPIRATOIRE NORMAL ET LA COURBE DES VARIATIONS DE POIDS DE *L. SERICATA* AU COURS DE SON CYCLE. — Le graphique VIII, qui exprime les valeurs successives des chutes de poids, d'une pesée à l'autre, met en évidence, comme on l'a vu (p. 197), qu'à 30° C. environ la plus grande déperdition de poids se trouve au voisinage de la 40^e heure de vie prénymphale. Au delà de ce maximum, la perte de poids devient rapidement très faible; la plus faible déperdition se trouve entre la 60^e et la 70^e heure de vie nymphale.

Ces deux points caractéristiques se retrouvent dans les courbes qui expriment les variations du métabolisme aux mêmes phases du cycle de l'Insecte. En effet :

1° A la perte de poids maximum succède la phase de la plus basse intensité du métabolisme pour la période prénymphale (graphique IX). Cette première phase de métabolisme ralenti correspond au moment où les larves sont susceptibles de demeurer en diapause durable, lorsqu'elles ont subi antérieurement l'action d'un facteur défavorable au développement. Quel que soit l'état physiologique des larves à la fin de leur période de croissance, et quel que soit le milieu pendant la première phase de la vie prénymphale, le poids, le quotient et l'intensité respiratoires diminuent. Seules, les valeurs respectives de ces chutes sont variables. Une fois les minima atteints, si les larves sont normales, les échanges deviennent plus actifs et la nymphose se produit. Si les larves sont anormales, à la suite de l'action d'un milieu défavorable subi soit au cours de la période prénymphale, soit à une période antérieure, elles ne reprennent jamais, d'elles-mêmes, cette recrudescence d'activité qui marque, en quelque sorte, l'approche de la métamorphose. Les échanges, au lieu de reprendre, deviennent de moins en moins actifs, la perte de poids devient très faible et, si rien ne survient dans le milieu pour réactiver le métabolisme, les larves demeurent en diapause. Cette décrois-

GRAPHIQUE IX



Perte de poids, quotient et intensité respiratoires au cours de la période prénymphale et au cours de la métamorphose. Le poids, le quotient et l'intensité respiratoires d'un même lot au cours de chaque période sont représentés par les mêmes figurés.

sance de l'activité métabolique diminue alors progressivement jusqu'à la mort.

2° A la perte de poids minimum, située à 30° C. aux environs de la 70^e heure de métamorphose, correspond également le minimum d'activité respiratoire (graphique IX). Au delà de cette phase, les échanges deviennent de plus en plus intenses, jusqu'à l'éclosion.

Comme un certain nombre d'Insectes peuvent vivre en diapause pendant la période de nymphose, il serait intéressant de rechercher si cette phase de vie ralentie se situe également au point critique de plus faible métabolisme. D'ailleurs, J. HELLER (1925) dans son travail sur les échanges respiratoires chez diverses chenilles et chrysalides de Lépidoptères (*Pyrameis atalanta* L., *Argynnis paphia* L., *Deilephila euphorbiæ* L., et *Gastropacha rubi*) a noté cette période de minimum de métabolisme au cours de la métamorphose. Il estime que, lorsque la période nymphale se prolonge, cette augmentation de durée provient précisément d'une persistance plus longue de la chrysalide à ce stade de minimum d'échanges.

En ce qui concerne les Muscides étudiés dans ce travail, on n'observe pas de diapause au cours de la métamorphose, mais, cette phase d'échanges minimum, qui correspond à la fin de l'histolyse, est cependant une période critique du développement. Si les conditions de milieu sont défavorables, ce développement ne reprend pas et la mortalité peut atteindre parfois un taux considérable, ainsi que le mettent en évidence les expériences du chapitre IV. Ce fait est d'ailleurs connu (CH. PÉREZ, 1903, p. 224).

II. — Métabolisme au cours de la diapause. — *Lucilia sericata* en diapause a évidemment des échanges très ralentis, quel que soit son stade et quelle que soit l'origine ou le caractère de sa diapause (diapause temporaire qui cesse lorsque l'action des facteurs défavorables cesse, ou diapause durable qui persiste en milieu favorable).

Je ne donnerai ici que des indications concernant le métabolisme des larves en diapause durable au stade prénymphal.

1. — MÉTABOLISME AU COURS D'UNE DIAPAUSE DUE A LA SÉCHERESSE. — Les chiffres donnés dans le tableau XXXIII se rapportent à des mesures effectuées sur des larves, en diapause due à l'action de la sécheresse subie au cours de la croissance et de la première phase de la vie prénymphale.

Le métabolisme de ces larves est très faible au début de leur diapause durable et, plus celle-ci se prolonge, plus les échanges se ralentissent. Si les conditions de milieu demeurent constantes, la diminution est progressive jusqu'à la mort.

TABLEAU XXXIII. — *Métabolisme de larves en diapause due à la sécheresse.*

Lots	Poids de 100 larves (en grammes)	Température	Quotient respiratoire	Intensité respiratoire pour 100 larves en cm ³ O ₂ par heure	Intensité respiratoire en cm ³ O ₂ par gramme-heure	Etat des larves. Conditions de milieu
1	2,305	24°	0,76	1,03	0,45	Après 15 jours diapause milieu sec à 18-20°. id. après 5 semaines. id. après 3 mois.
2	2,945	id.	0,69	1,14	0,39	
3	1,481	id.	0,70	0,25	0,17	

Après 15 jours de vie en diapause, à 18-20° C., la consommation d'oxygène par gramme et par heure, lorsque les larves sont placées à une température constante de 24° C., est en moyenne de 0,45 cm³. A une température voisine, les larves normales, au cours de leur période prénymphale, ont une consommation aussi faible au point le plus bas de la courbe des échanges (40-45^e heure, Tabl. XXIX, lot 4). En fin de diapause, alors que les larves sont à la limite de leur résistance, l'oxygène consommé n'est plus que de 0,17 cm³ (par gramme-heure).

2. — MÉTABOLISME LORS DE LA RUPTURE DE LA DIAPAUSE DUE A LA SÉCHERESSE. — Lorsque la durée d'une telle diapause a été courte, les larves sont parfois réactivées par un choc thermique. Les variations brusques de température doivent donc, dans certains cas, déterminer une reprise momentanée ou durable

des échanges. Les mesures données dans le tableau XXXIV montrent, en effet, que les larves, au début de leur diapause (au cours des trois premières semaines), sont susceptibles de réagir à une élévation thermique, par une augmentation immédiate de leurs échanges gazeux (Lot 1, Tabl. XXXIII; lots 1 et 2, Tabl. XXXIV).

TABLEAU XXXIV. — *Influence de la température sur le métabolisme de larves en diapause due à la sécheresse.*

Lots	Poids de 100 larves (en grammes)	Température	Quotient respiratoire	Intensité respiratoire pour 100 larves en cm ³ O ₂ par heure	Intensité respiratoire en cm ³ O ₂ par gramme-heure	Etat des larves. Conditions de milieu
1	2,383	30°	0,71	1,92	0,81	Après 45 jours diapause en milieu sec, à 18-20°. Choc thermique 10-12°. id. après 3 semaines. id. après 5 semaines. id. après 3 mois. id. après 5 semaines. Choc thermique 14-16°.
2	2,839	id.	0,69	1,95	0,69	
3	3,055	id.	0,71	1,25	0,41	
4	1,480	id.	0,69	0,25	0,17	
5	2,805	34°	0,68	1,23	0,44	

La valeur de cette augmentation est en relation avec l'importance de l'écart thermique (lots 3 et 5, Tabl. XXXIV). Pour la majorité des larves, cette reprise du métabolisme est insuffisante pour amener la nymphose; de plus, elle est fugace; l'activité des échanges diminue peu à peu, sans atteindre toutefois la valeur qu'ils auraient à une température plus basse. La diapause persiste, mais la mort survient rapidement.

De toute manière, cette réactivation est caractérisée par une consommation d'oxygène inférieure à celle qui correspond à l'approche de la nymphose (0,81 cm³ par gramme heure au lieu de 1,10 cm³ environ à la même température).

La réactivation du métabolisme est tout autre, si on fait agir, à la fois, les facteurs thermique et hygrométrique (Tabl. XXXV).

Après 5 semaines de diapause dans un milieu sec à 14° C.,

les larves, portées dans un milieu sec à 20° C., consomment seulement 0,34 cm³ d'oxygène par gramme-heure. Portées dans un milieu sec à 30° C., cette consommation est plus grande, 0,85 cm³, mais inopérante : les larves demeurent en diapause. Au contraire si, à 30° C., on maintient les larves dans un milieu humide, la consommation d'oxygène augmente, jusqu'à 1,10 et les larves se nymphosent.

TABLEAU XXXV. — *Variations du métabolisme des larves en diapause due à la sécheresse, lors de leur réactivation par la chaleur et l'humidité.*

Lots	Poids de 100 larves (en grammes)	Température	Quotient respiratoire	Intensité respiratoire pour 100 larves en cm ³ O ₂ par heure	Intensité respiratoire en cm ³ O ₂ par gramme-heure	Etat des larves. Conditions de milieu
1	3,792	19°	0,73	1,29	0,34	Après 5 semaines diapause en milieu sec à 14°. Choc thermique 5°. id. Choc thermique 16-17°. id. Choc thermique 16-17°. Milieu très humide.
2	3,427	30-31°	0,72	2,54	0,85	
3	3,812	id.	0,73	4,20	1,10	

III. — Métabolisme des nymphes et des Mouches issues de larves qui ont vécu en diapause prolongée au cours de leur période prénymphale. — Après ce qui précède, il est logique de supposer qu'une fois la diapause rompue et le métabolisme normal de la larve repris, la métamorphose doit s'accomplir normalement et les échanges gazeux doivent se traduire par une courbe voisine de celle des Insectes normaux.

C'est, en effet, ce que montrent les résultats des expériences donnés dans le tableau XXXVI. Les valeurs des variations du quotient et des intensités respiratoires gardent leurs caractéristiques habituelles. Toutefois, la consommation d'oxygène est un peu inférieure à la consommation normale.

TABLEAU XXXVI. — *Métabolisme de pupes issues de larves qui sortent de diapause.*

Lots	Age des pupes (en heures)	Poids de 100 pupes (en grammes)	Température	Quotient respiratoire	Intensité respiratoire pour 100 larves en cm ³ O ² par heure	Intensité respiratoire en cm ³ O ² par gramme-heure
1	0	2,461	30-32°	0,67	2,38	0,96
	20	2,260	id.	0,62	1,04	0,46
	60	2,165	id.	0,53	1,06	0,49
	131	2,008	id.	0,68	2,56	1,27
2	19	3,315	30-32°	0,63	1,68	0,51
	60	3,109	id.	0,53	1,20	0,39
	65	3,048	id.	0,61	1,67	0,55
	140	2,906	id.	0,67	3,21	1,11

Quant aux Mouches issues de larves ayant vécu en diapause, les quelques mesures données tableau XXXVII montrent qu'il ne peut être signalé aucune modification sensible de leur métabolisme par rapport à celui des Mouches normales (Tabl. XXXII).

TABLEAU XXXVII. — *Métabolisme de Mouches issues de larves ayant vécu en diapause.*

Lots	Poids de 100 Mouches (en grammes)	Température	Quotient respiratoire	Intensité respiratoire pour 100 Mouches en cm ³ O ² par heure	Intensité respiratoire en cm ³ O ² par gramme-heure	Etat des Mouches. Conditions de milieu
1	2,711	29°	0,70	10,17	3,75	Alimentées. Mainte- nues lumière. id. Venant d'éclore. Obs- curité. Milieu sec.
2	2,075	id.	0,88	6,53	3,14	
3	2,180	33°	0,81	3,63	1,66	

TROISIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER

LA DIAPAUSE CHEZ *CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA*

Dans son travail sur la diapause de quelques Diptères, E. ROUBAUD (1922) cite les « Calliphores » comme étant des Muscides « hétérodynames ». Pour cette raison, au début de mes recherches sur la diapause, j'ai étudié *Calliphora erythrocephala* Meig. Les premiers essais pour élever cette espèce en captivité ont été suivis d'une réussite immédiate. Malgré l'exiguïté des cages réservées aux Mouches, et malgré l'absence de lumière vive, on obtient l'alimentation et la ponte des adultes. Par suite, j'ai pu suivre, sans difficulté, plusieurs générations de ce Diptère. Celles-ci se succèdent de la manière la plus régulière. Dans les mêmes conditions de milieu, la durée du cycle individuel est toujours la même d'une génération à une autre.

Dans des conditions favorables, cette espèce, comme *L. sericata*, est susceptible de se développer d'une manière continue, sans jamais présenter de diapause. Elle répond donc aux caractéristiques des espèces définies comme « homodynames » par E. ROUBAUD. J'ai donné en 1926 des indications sur la biologie de cette *Calliphora* ; il est donc inutile d'y revenir ici.

Essais pour provoquer la diapause de *C. erythrocephala*. — Une série d'expériences ont été faites afin de chercher à déterminer une diapause durable aux divers stades du déve-

loppement de cette espèce. Tous les facteurs externes ont été successivement mis en cause.

Pour ne pas allonger ce travail, je ne donnerai que les résultats d'ensemble, concernant l'action de la température de l'état hygrométrique et de l'alimentation.

I. — TEMPÉRATURE. — On peut obtenir une diapause à tous les stades par l'action d'une température au-dessous du seuil de développement. Cette diapause cesse lorsque les conditions thermiques deviennent favorables, à condition toutefois, que le degré de froid et la durée d'exposition n'aient pas été excessifs, et que les Insectes soumis aux basses températures soient peu hydratés.

Dans certains cas, on peut observer, à une température favorable, au stade prénymphal, un ralentissement net de l'évolution, lorsque les larves ont été soumises, en fin d'alimentation et encore gorgées de nourriture, à une température comprise entre 0° C. et le seuil de développement. Ce fait laisse penser qu'à ce stade du développement, il est peut-être possible de provoquer une diapause durable, même chez *C. erythrocephala*, dans des conditions de milieu qui restent à préciser.

II. — ETAT HYGROMÉTRIQUE. — Très peu sensibles aux variations de l'état hygrométrique, les *Calliphora* s'accommodent de très grands écarts autour de leur optimum. En particulier, les larves se nymphosent en milieu sec comme en milieu humide.

Lorsque ces *Calliphora* ont subi l'action du froid, ou lorsqu'elles évoluent dans un milieu trop sec ou trop humide, on remarque généralement un retard dans la durée du développement, soit au stade larvaire, soit au stade nymphal. Ce retard ne prend jamais le caractère d'une diapause durable semblable à celle de *L. sericata*.

Lorsque les conditions de milieu sont nettement nuisibles à l'évolution ou à la vie de l'Insecte, soit à l'état de larve, de puppe ou d'imago, il meurt au cours de son exposition aux agents défavorables.

III. — ALIMENTATION. — Une série d'observations concernant le rôle de la régularité de l'alimentation sur la marche du développement de *C. erythrocephala* ont été publiées antérieurement (1926). Le fait essentiel est le suivant : le jeûne n'entraîne jamais d'arrêt de développement. Evidemment, une alimentation irrégulière arrive, dans certains cas, à prolonger la durée de la vie larvaire du simple au double et quelquefois plus, mais on n'observe jamais de répercussion, sous forme de diapause, à un stade ultérieur du cycle. D'ailleurs, pour cette espèce comme pour *L. sericata*, on peut déclencher une entrée prématurée dans le stade prénymphal si la privation de nourriture survient au 3^e stade larvaire. Dans ce cas, la seule modification apportée à la durée du cycle est une abréviation. D'une part, la période de croissance est raccourcie de tout le temps qu'aurait mis la larve à acquérir son poids maximum, d'autre part, les stades prénymphal et nymphal de ces individus, en état d'inanition, ont une durée légèrement plus courte que la durée normale.

C. erythrocephala est donc une espèce moins sensible que *L. sericata* aux conditions défavorables du milieu. Le développement se poursuit, malgré d'importants écarts autour de l'optimum. Après l'action des facteurs qui inhibent le développement et l'activité, on n'observe pas de diapause durable lorsque l'Insecte est ramené dans un milieu optimum. Dans certains cas seulement, on peut noter un retard sur la durée normale du cycle.

CHAPITRE II

LA DIAPAUSE CHEZ *PHORMIA GROENLANDICA*

Phormia groenlandica Zett, comme *L. sericata* et *C. erythrocephala*, est une Mouche assez commune, dont il est facile de se procurer des pontes au cours de la saison chaude. Une série d'élevages ont pu être ainsi entrepris, en partant d'œufs recueillis à l'extérieur. Il convenait d'élever cette espèce, qui entrait dans la catégorie des Muscides considérés par E. ROUBAUD comme « hétérodynames ». En effet, d'après cet auteur, deux espèces, dont *Ph. groenlandica*, « offrent un exemple intéressant, parmi les Diptères supérieurs, de forme affectée d'asthénobiose pseudo-hivernale à l'état adulte. Ces deux espèces hivernent à l'état de femelles fécondées mais stériles, inaptes à la ponte pendant de longs mois, même à une température estivale. Les femelles hivernantes qui entrent dans les maisons à l'arrière-saison peuvent être conservées pendant des mois, à l'étuve, avec alimentation favorable, sans que leurs ovaires entrent en activité » (1927, p. 23).

L'étude de cette espèce présentait un intérêt nouveau, en raison d'une localisation de diapause à un stade différent de celui de *L. sericata* : diapause durable à l'état d'imago au lieu de diapause durable au stade prénymphal.

Cette étude devait mettre en évidence : 1° le caractère de la diapause, 2° le rythme de l'arrêt de développement au cours des générations successives.

Les élevages ont été suivis dans les mêmes conditions de milieu optima que ceux de *L. sericata*.

Dans ces conditions :

1° La première génération n'a pas présenté le moindre arrêt de développement, à aucun stade de son évolution.

2° Il en a été de même pour toutes les générations qui ont suivi. Le nombre de générations observé a été de 25.

Il est utile d'insister sur le fait que, dès la première génération, la marche du développement a été régulière et s'est poursuivie, uniforme, de génération en génération, tant que les conditions de milieu ont été optima. Cette espèce, comme les deux espèces précédemment étudiées, présentent cependant dans les conditions naturelles une évolution saisonnière, donc rythmique. Dès que les conditions de milieu deviennent uniformes, toute trace de rythme disparaît. Pour ces espèces, l'action des facteurs externes a une répercussion immédiate sur la durée du cycle, contrairement à ce que K. W. BABCOCK (1927) a observé chez un Insecte d'un autre groupe (*Pyrausta nubilalis* Hüb.), où le rythme saisonnier ne cède pas d'emblée à des conditions de milieu favorables; les premières générations gardant, héréditairement, le rythme habituel, qui ne s'estompe que peu à peu.

La durée du cycle individuel de *Ph. groenlandica* est plus courte que celle de *L. sericata*. Les élevages conduits à 27-28° C. montrent que ce Diptère met en moyenne 10 à 11 jours pour effectuer son développement de l'œuf à l'adulte. Si les adultes sont ensuite libérés dans des cages du même type que celles qui servent aux élevages de *Lucilia*, s'ils sont bien nourris, à une température et un éclairage favorables, la ponte survient 6 à 7 jours après l'éclosion de l'imago. Au contraire, si les adultes sont maintenus dans des conditions relativement défavorables, ils ne succombent pas (comme le font habituellement les *Lucilia*), mais la ponte peut être retardée dans de notables proportions. Le froid, en particulier, accompagné ou non de jeûne, peut occasionner un retard dans la ponte. Des *Phormia*, mal alimentées et maintenues dans un milieu sec pendant 15 à 20 jours, à une température de 10 à 12° C., ont une activité très réduite, mais non totalement inhibée. Si ces Mouches sont ramenées dans le milieu optimum habituel, il est difficile d'obtenir rapidement leur réalimentation. En conséquence, la maturation de leurs œufs est plus lente et la ponte plus tardive. Ce retard dans la reprise du comportement normal correspondant aux conditions extérieures ne dépasse généralement pas une durée de quelques jours.

Par ailleurs, j'ai cherché à obtenir une diapause durable au stade larvaire. Voici, rapidement résumés, les résultats obtenus.

L'action des facteurs externes défavorables, subie au cours

de la croissance larvaire et de la prénymphose est plus difficilement supportée par cette espèce que par *C. erythrocephala*, mais beaucoup mieux que par *L. sericata*.

Tous les facteurs du milieu mis en cause, à des phases variées du stade larvaire, ont eu une influence sur la durée de la période prénymphale. On obtient ainsi un retard de la métamorphose d'une valeur très variable. La persistance au stade prénymphal n'est jamais aussi tenace que chez *L. sericata*. La diapause cède rapidement aux chocs thermiques ou au séjour constant dans un milieu qui réalise la totalité des conditions optima.

Les élevages de *Ph. groenlandica*, suivis pendant un an et demi environ, montrent, une fois de plus, qu'il est possible d'obtenir, dans des conditions optima, un développement parfaitement régulier chez une espèce qui présente habituellement une diapause temporaire ou durable dans les conditions naturelles.

Il faut encore ajouter aux faits précédents la constatation suivante : quel que soit le stade où une diapause durable est naturellement possible, que ce soit au cours de la prénymphose (*L. sericata*) ou au cours de la vie imaginale (*Ph. groenlandica*), elle peut être évitée si les conditions de milieu sont optima.

CHAPITRE III

LA DIAPAUSE CHEZ *MORMONIELLA VITRIPENNIS*

Mormoniella vitripennis Walk. (*Nasonia brevicornis* Ashm.) est un Chalcidien parasite de divers Muscides : *Calliphora erythrocephala* Meig., *Lucilia sericata* Meig., *Lucilia cæsar* L., *Phormia groenlandica* Zett., *Sarcophaga carnaria* L., etc. L'adulte pond ses œufs entre le puparium et le tégument nymphal de ces Diptères. Le Chalcidien, mâle ou femelle, s'alimente normalement aux dépens des Muscides. La femelle enfonce sa tarière dans la pupe, blesse la nymphe ; lorsque la tarière se retire, une goutte des liquides intérieurs de la nymphe sort de la blessure et se répand en partie à la surface extérieure du puparium. Cette goutte est immédiatement absorbée par le parasite.

Les larves se développent en ectoparasites. Les œufs ne sont jamais déposés à l'intérieur des tissus de l'hôte. Quand la larve éclôt, elle s'accroche par son armure buccale au tégument nymphal du Diptère ; puis elle le blesse, s'alimente aux dépens des tissus histolysés de la pupe. La croissance de la larve est très rapide, la métamorphose également. A 30° C., l'évolution du Chalcidien, de l'œuf à l'éclosion de l'imago, dure 10 jours environ. Une fois l'adulte éclos, sa fécondation est immédiate, et la ponte commence généralement après 24 heures de vie imaginale. A 30° C. on peut donc estimer que le cycle complet de ce parasite, de la ponte de l'œuf à la ponte de l'adulte issu de cet œuf, dure 12 jours environ.

Ce Chalcidien peut vivre en diapause au stade larvaire pendant la période prénymphale. Cette diapause est fréquente dans les conditions naturelles. Dans les conditions expérimentales, elle est facilement observable dans les élevages, lorsque ceux-ci sont faits sans précautions particulières.

La durée de cette diapause est extrêmement variable. Parfois elle est courte, quelques jours ou quelques semaines. Souvent elle est longue, plusieurs mois ou même plusieurs années. J'ai en effet recueilli des imagos des deux sexes dans des élevages abandonnés depuis 3 ans à la température du laboratoire (14-22° C).

Pour élucider le problème de la diapause chez cette espèce, j'ai essayé d'obtenir comme pour les Muscides :

1° un développement continu de l'espèce dans des conditions optima ;

2° un développement comprenant une période d'arrêt dans le cycle individuel, en relation avec des facteurs externes ou internes définis.

Pour ce Chalcidien, comme pour les Muscides précédemment étudiés, il est possible d'obtenir, indéfiniment, un développement régulier. A 30° C., les générations se succèdent tous les 12 jours, sans jamais présenter le moindre cas de diapause. Dans les conditions optima, toutes les larves issues d'une même femelle se nymphosent, sans exception, dans les délais prévus.

Depuis 8 ans, j'ai ainsi maintenu un élevage de cet Hyménoptère entomophage. Dès l'éclosion, les femelles, fécondées ou non, sont isolées individuellement dans des tubes, avec une puppe de *L. sericata*. Pendant toute la durée de la vie de l'adulte, la puppe est renouvelée chaque jour. La puppe qui a séjourné 24 heures avec la femelle de *M. vitripennis* est portée à l'étuve à 30° C., dans un milieu sec et aéré. Ces conditions sont suffisantes pour obtenir le développement sans diapause.

La réalisation de la diapause est relativement facile une fois que l'on connaît la biologie de l'Insecte dans les conditions optima et dans les conditions naturelles.

I. — **Action du froid.** — Une température basse amène une diapause temporaire, qui cesse lorsque la température devient favorable. Dans certains cas, cependant, cette diapause persiste à une haute température ; mais le froid n'est pas seul en cause, l'arrêt durable est généralement lié, dans ce cas, à de mauvaises conditions de nutrition de la larve.

II. — **Action de l'humidité.** — Lorsque les pupes qui hébergent les larves de *M. vitripennis* sont placées dans un milieu très humide, tous les parasites, ou presque, demeurent en diapause durable lorsque la pupe hôte est ramenée dans le milieu optimum. Ici encore, la diapause est en relation avec de mauvaises conditions de nutrition du parasite.

III. — **Action du surnombre.** — Lorsqu'on laisse une pupe pendant plusieurs jours, en contact avec une femelle du Chalcidien, tous les œufs déposés sur la nymphe éclosent, mais les larves ont une évolution différente : certaines d'entre elles ont une évolution normale rapide, d'autres, au contraire, demeurent en diapause. Le nombre relatif de ces deux catégories de larves est variable. Il dépend, d'une part du nombre total des parasites présents dans la pupe, d'autre part des conditions thermiques.

Ici encore, comme dans les deux cas précédents, la diapause est en relation avec une alimentation anormale des larves.

En effet, dans les conditions optima, le parasite, dès son éclosion, s'alimente sur une pupe vivante, aux dépens de tissus sains et frais. Lorsque la pupe contient un petit nombre de parasites, l'alimentation des larves peut presque entièrement se faire avant que la pupe du Diptère soit décomposée. Même, dans certains cas, lorsqu'une pupe contient un seul œuf du Chalcidien, on peut obtenir à la fois, l'éclosion de la *Lucilia* et celle de son parasite. Donc, lorsque le nombre des larves de *M. vitripennis* est faible, la pupe résiste quelque temps aux saignées provoquées par l'alimentation des larves, et celles-ci ne s'alimentent de tissus morts qu'à la fin de leur évolution.

Quand plusieurs femelles pondent en même temps dans le même puparium, le nombre d'œufs de même âge déposés sur la nymphe est très grand et l'éclosion des larves est presque simultanée. Dans ces conditions encore, on n'observe généralement pas de diapause. Les jeunes larves en surnombre tuent rapidement leur hôte, mais absorbent également très vite les tissus de la nymphe. La nutrition du parasite est qualitativement normale, mais quantitativement insuffisante. Les petites larves se nymphosent mais donnent des individus nains.

Lorsque la pupe contient des œufs en moins grand nombre, mais d'âge différent, les premières larves s'alimentent norma-

lement. Avant la fin de leur croissance, ces larves finissent évidemment par tuer la nymphe, et les larves plus jeunes, qui éclosent à ce moment, s'alimentent alors de tissus morts ou même déjà décomposés; elles achèvent cependant leur croissance, mais demeurent en diapause, alors que les premières se métamorphosent.

Toute cause déterminant la mort de la pupe, que ce soit le froid ou l'humidité, entraîne fatalement la diapause du Chalcidien. De toute évidence, dans ces dernières conditions, les causes qui déterminent la diapause sont complexes. Les facteurs externes qui ont entraîné la mort de l'hôte peuvent, à eux seuls, avoir sur le parasite une action qui se manifeste ultérieurement par un arrêt de développement au stade prénymphal. Les conditions de vie de cet Hyménoptère rendent impossible la vérification de ce fait, hôte et parasite étant inséparables. Toutefois, il semble qu'après l'action de facteurs externes défavorables, le rôle essentiel dans le déterminisme de la diapause du parasite doive être attribué aux conditions défavorables de nutrition. D'ailleurs, si on provoque la ponte de l'adulte dans une pupe fraîchement tuée, et si on laisse ensuite cette pupe dans les conditions optima habituelles, les larves de *M. vitripennis* ne subissent d'autres actions défavorables qu'une alimentation défectueuse, elles entrent en diapause. Dans les conditions normales, lorsque la croissance larvaire est terminée, la communication entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur de la larve s'établit, et les déchets alimentaires, accumulés pendant toute la période d'alimentation, sont évacués à l'extérieur. Lorsque la larve reste en diapause, cette communication ne s'établit pas. Les déchets demeurent accumulés dans l'intestin moyen pendant toute la période de diapause. Dès que leur élimination est possible, la diapause est rompue et suivie d'une métamorphose immédiate.

Une telle diapause est difficile à rompre. Avec le temps seulement, la larve arrive à rétablir son équilibre physiologique. Pour cette raison, une température moyennement basse, qui permet une plus grande longévité qu'une température élevée, peut avoir une action favorable. En aucun cas, des températures très basses, suivies de brusques retours à la chaleur, ne rompent l'arrêt de développement s'ils ne sont pas combinés avec

des variations correspondantes dans l'état hygrométrique du milieu. Seuls, se sont montrés favorables des séjours à une température de 20-25° C. en milieu très humide, alternant avec des passages brusques dans un milieu très sec, accompagnés ou non de chocs thermiques. Dans ces conditions, les larves observées se nymphosent plus vite que les témoins laissés, à la température ordinaire, dans des conditions hygrométriques constantes et relativement basses, — ou que les témoins placés uniquement dans des conditions thermiques fluctuantes.

En résumé, pour cette espèce qui présente dans la nature une diapause durable, au stade prénymphal, on peut obtenir une évolution régulière, constante, sans le moindre arrêt de développement, pendant un nombre indéfini de générations, lorsque les conditions de milieu sont favorables.

De plus, pour cette espèce, comme pour les espèces précédemment étudiées, on peut déterminer une diapause en plaçant l'Insecte dans des conditions de milieu défavorables, mais définies.

QUATRIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER

DIAPAUSE EXPÉRIMENTALE ET DIAPAUSE NATURELLE

Les résultats fournis, à la fois par l'analyse expérimentale de la diapause et par de nombreuses observations faites sur des Insectes de divers groupes, conduisent à envisager la diapause comme un phénomène d'apparence uniforme. Il se manifeste toujours par un ralentissement considérable du métabolisme de l'Insecte. Ce ralentissement a pour conséquence un arrêt du développement accompagné d'une cessation de l'activité.

En dehors de ces manifestations, que révèle une analyse immédiate du phénomène, l'expérimentation montre que ce ralentissement du métabolisme n'est, à son tour, que la traduction d'un état physiologique spécial déterminé, chez l'Insecte, par l'action directe du milieu. Mais, ici, l'expérimentation, lorsqu'elle est conduite de manière à analyser successivement l'action des principaux facteurs externes, entraîne logiquement à envisager, pour chacun d'eux, un différent effet, d'où la production d'états particuliers, distincts les uns des autres. Il est bien évident, par exemple, que l'état physiologique d'une larve mise en diapause par l'action de la sécheresse diffère de celui d'une larve mise en diapause par l'action d'une humidité excessive, d'une haute température, d'une alimentation défectueuse, ou d'un séjour dans une atmosphère toxique.

Puisque, sous une communauté d'apparence : arrêt de développement et cessation d'activité, on décèle des états de l'or-

ganisme bien distincts les uns des autres, il y a lieu d'envisager, non pas un état de diapause, mais des états de diapause, liés aux multiples modalités du milieu qui les ont provoqués. La variété des états de diapause s'accroît encore, du fait que l'action d'un même agent externe entraîne des répercussions différentes sur l'organisme, suivant les phases de l'évolution individuelle, au cours desquelles il intervient.

Dans ces conditions, et en présence des résultats expérimentaux exposés dans les chapitres précédents, il devient possible de relier entre eux tous les phénomènes d'arrêt de développement étudiés ou signalés par les auteurs. Ce qui va suivre a donc pour objet de relier les cas de diapause observés dans la nature et décrits sous les noms d'hibernation et d'estivation, aux différents cas de diapause obtenus expérimentalement par l'action des facteurs externes.

I

Diapause due au froid modéré.

Lorsque l'abaissement thermique est tel qu'il ne cause aucune altération organique, il a cependant pour effet de ralentir l'activité physiologique. On peut facilement apprécier le ralentissement du métabolisme par la mesure des échanges gazeux. Ceux-ci reprennent normalement, dès que les conditions de température sont à nouveau favorables. W. J. CROZIER (1924-25), P. R. ORR (1925), E. ROGERS (1929) estiment même que l'intensité respiratoire est en relation directe avec la température suivant la loi d'ARRHÉNIUS.

Malgré l'apparente simplicité de l'action du froid modéré, on est obligé de faire de nombreuses remarques.

1° Les températures susceptibles de causer un ralentissement du métabolisme, sans entraîner de répercussions sur l'activité ultérieure du développement, sont variables d'une espèce à l'autre. Une température de 13 à 15° C. arrête complètement l'évolution de *Galleria mellonella* L. (TCHANG-YUNG TAI, 1929),

alors qu'elle n'arrête pas le développement de *L. sericata* (p. 34), ni celui de la plus grande partie des Insectes des pays de climat froid ou tempéré.

2° Pour une même espèce, voire pour un même individu, une température qui détermine un simple ralentissement de métabolisme, strictement limité à la durée de la période froide, à certaines époques de la vie, cause parfois, à d'autres époques, non seulement un ralentissement des échanges, mais des perturbations telles que le métabolisme normal ne reprend plus, lorsque la température s'élève. Ces perturbations peuvent même parfois entraîner la mort.

Il existe donc chez l'Insecte des phases du cycle où la sensibilité aux variations thermiques est plus grande qu'à d'autres. Ces phases coïncident parfois avec le moment où l'intensité respiratoire est la plus élevée (fin de la période d'alimentation) ainsi qu'il arrive chez *L. sericata* (p. 79).

Ces périodes de plus grande sensibilité peuvent aussi bien se situer au moment où le métabolisme est normalement à son point le plus bas, par exemple au cours de la métamorphose pendant la période d'histolyse. La grande fragilité de l'Insecte au cours de la métamorphose a d'ailleurs été reconnue par tous les auteurs qui ont étudié systématiquement la métamorphose. Ch. PÉREZ (1903) estime que c'est un « stade critique ... une période de la vie particulièrement difficile à traverser, où la mortalité atteint un taux considérable ». H. S. SMITH (1912) également, ainsi que W. R. THOMPSON (1914), signalent qu'au cours de la métamorphose, des actions, qui n'auraient qu'un effet passager au cours de la vie larvaire ou imaginale, sont souvent fatales pour la nymphe.

Une grande partie des observations faites dans la nature au sujet de l'action du froid doivent être acceptées avec réserve. Dans bien des cas, le froid n'est pas seul, du moins, pas directement responsable des perturbations occasionnées chez l'Insecte à ce stade. Il semble qu'il faille tenir compte ici d'un fait signalé par B. P. UVAROV (1929), qui note que la grande mortalité chez les Insectes hibernants est non seulement due au froid, mais aux maladies cryptogamiques et bactériennes, qui trouvent un terrain favorable dans des organismes où les tissus sont en grande partie dissociés.

Quoi qu'il en soit, cette phase critique a été nettement mise en évidence par l'expérimentation chez *L. sericata*, p. 115. Elle est communément observée pour les nymphes d'un grand nombre d'Insectes. En ce qui concerne les Muscides, je ne citerai que l'exemple de la Mouche domestique étudiée par H. LYON (1915). Les pupes de ce Diptère, soumises à des températures diverses, montrent d'une manière fort décisive que l'hibernation ne peut avoir lieu pendant la métamorphose. Toutes les nymphes soumises à des températures moyennement basses succombent au cours de leur exposition au froid, alors que les larves de cette espèce supportent fort bien ces mêmes températures. Les expériences de cet auteur infirment d'ailleurs, et fort justement, les résultats de H. SKINNER (1913). Ce dernier croit que les Mouches passent l'hiver sous la forme pupale. Il fonde ses affirmations, non sur des expériences, mais seulement sur l'observation d'éclosions survenues dès l'arrivée des premières journées de chaleur. Comme la métamorphose est très rapide chez cette espèce, cette observation ne saurait signifier que l'hibernation a été subie au stade nymphal.

3° Pour un même individu, à un stade quelconque, il faut encore tenir compte de la rapidité de la chute thermique. Généralement, plus le choc thermique est brusque, plus on risque d'obtenir des perturbations dans le cycle lors de la reprise du métabolisme lorsque la température remonte.

Ce fait a été noté pour *L. sericata* à différentes phases de son évolution. Il n'est pas limité à cette espèce et, tout en restant cantonné dans le groupe des Diptères, on peut citer *Drosophila melanogaster*. CH. BLISS (1926), a remarqué que les larves de cette espèce, refroidies brusquement à diverses périodes de leur évolution, présentent par la suite un retard dans la métamorphose. Ce retard est causé par une prolongation du stade prénymphal. J'ai d'ailleurs observé un fait analogue chez *Galleria mellonella*. Brusquement transportées à une température basse, à la fin de leur croissance, les chenilles, lors de leur retour à la température optimum, ne reprennent pas immédiatement leur développement; elles demeurent en diapause pendant quelques jours avant de se nymphoser.

4° La durée du séjour au froid modéré peut également avoir des répercussions qui se traduisent par une prolongation de la

durée du cycle, lorsque l'Insecte est reporté à une température favorable. C'est le cas pour *L. sericata* à certaines phases de son développement (p. 143). Un séjour prolongé à une température, qui, en elle-même, n'est pas mortelle si l'Insecte la subit pendant un temps court, peut avoir des effets beaucoup plus importants qu'un simple ralentissement de l'évolution. C'est ainsi que les Punaises (*Cimex lectularius* L. et *Cimex rotundatus*, Sign.), dont les œufs ont subi un froid modéré prolongé, donnent, replacées à une température optimum, des larves qui ne peuvent pas sortir de l'œuf, ainsi que l'a montré A. HASE (1930). Pour un faible séjour aux basses températures, le phénomène est peu fréquent ; mais l'auteur a noté que la proportion de larves demeurant bloquées à l'intérieur de la coque de l'œuf augmente quand la durée d'exposition au froid se prolonge. Parfois, un séjour de longue durée au froid supprime même la possibilité d'une reprise du développement à une température optimum. Le métabolisme de ces embryons de Punaises reprend donc d'une manière normale, après un court passage au froid. L'action prolongée de la même température, au contraire, inhibe les possibilités ultérieures d'évolution. L'œuf meurt, ou s'il se développe, il donne une larve débile qui n'a pas la force d'éclore. Une observation de même nature est donnée par W. CARTER (1925). A la suite de l'action du froid sur *Bruchus obtectus* Say, cet auteur a obtenu des adultes qui n'ont pu sortir de la nymphe.

Non seulement la durée de l'exposition à des températures basses peut provoquer des diapauses ou des perturbations variées qui persistent au delà de l'action du froid, mais on peut trouver toutes les transitions possibles entre la production de diapauses durables (*L. sericata*), la production d'organismes débiles (*C. lectularius*, *C. rotundatus* et *Bruchus obtectus*), ou la production d'individus tératologiques comme ceux que von LENGGERKERN (1925) a obtenus en élevant des *Tenebrio molitor* aux basses températures. Finalement, un séjour prolongé au froid peut altérer l'organisme d'une manière telle que la mort survient lorsque l'Insecte est amené à reprendre son développement. C'est en particulier le cas des *Galleria mellonella* citées plus haut. Après avoir soumis ces chenilles à l'action d'une température moyennement basse pendant plusieurs semaines,

j'ai observé une reprise de l'activité à 30° C., mais une grande partie des individus meurent sans se nymphoser.

Ici encore, il faut tenir compte de la faible résistance aux infections diverses que présente un organisme au métabolisme très ralenti par le froid. Comme le signale DE BOISSEZON (1930) pour l'hibernation de *Culex pipiens* L., la prolongation de la vie larvaire, c'est-à-dire la prolongation de l'hibernation ne peut que multiplier les chances d'invasions parasitaires.

Hibernation. — Dans les conditions naturelles, une grande partie des arrêts de développement sont dus à l'action du froid. L'étude biologique comparée des cycles d'une même espèce sous différents climats confirme les données de l'expérimentation et montre que la diapause due à l'abaissement de la température peut avoir lieu à une phase quelconque du développement. C'est ainsi que chez *Arctia caja* L., le froid détermine des diapauses : larvaires pour les individus qui n'ont pas atteint leur complet développement en automne ; nymphales pour les individus qui sont en chrysalides dès la fin de l'été, et finalement imaginale pour les exemplaires fraîchement éclos à l'entrée de l'hiver (A. PICTET, 1905). On trouve, dispersés dans la bibliographie, bien des exemples de cet ordre, qu'il semble superflu de citer.

Mieux encore, pour un même individu, la torpeur hivernale peut se présenter plusieurs fois au cours du cycle et à des stades différents. En montagne, et dans des localités où l'altitude limite la durée de la période chaude, *Lasiocampa quercus* L. a un cycle biennal, un premier arrêt de développement est subi par la chenille : diapause larvaire, un deuxième arrêt a lieu l'année suivante, il est subi par la chrysalide : diapause nymphale. Dans des conditions thermiques un peu plus rigoureuses on peut noter deux diapauses larvaires chez cette même espèce. Par contre, dans la plaine, on n'observe qu'une seule diapause se présentant à la période larvaire (A. PICTET, 1906).

Cet exemple d'un Insecte particulièrement souple aux conditions thermiques souligne encore le rôle évident de la température dans ces cas de diapause, et la possibilité, pour certaines espèces, d'une hibernation à des stades divers. Il est surprenant qu'après de semblables faits relevés dans la

nature, A. PICTET, en ne dissociant pas les actions diverses des facteurs du milieu, ait tiré de ses expériences la conclusion que la température joue un rôle minime au début de l'hibernation.

Certains auteurs pensent que cet engourdissement par le froid, cette diapause hivernale, ne se réalise fatalement qu'à un stade déterminé de la vie de l'Insecte. H. SKINNER, entre autres, affirme, comme il est dit plus haut, que la Mouche domestique hiverne à l'état de pupa. Pour cet auteur, les Insectes de ce groupe passent l'hiver à un stade déterminé, à l'exclusion de tout autre. Cette affirmation est inexacte. Les Mouches domestiques, comme tous les Insectes, ont leur activité et leur développement suspendus par l'action d'une basse température, à tous les stades de leur évolution. Ils peuvent donc, en principe, hiverner à une phase quelconque de leur cycle. Seulement, à certaines périodes de leur développement les Insectes sont plus fragiles qu'à d'autres, et le froid prolongé élimine tous, ou presque tous, les individus surpris par une température basse, lorsqu'ils se trouvent à une de ces phases critiques de leur évolution. Pour la Mouche, on sait que cette phase correspond précisément à la métamorphose. Mais, si le froid est de courte durée, comme il arrive parfois dans certaines régions, rien ne s'oppose à ce que la Mouche hiverne à l'état larvaire, nymphal ou même imaginal.

Il est cependant nécessaire d'ajouter qu'une série d'influences sont susceptibles de favoriser, dans la nature, l'hibernation à un stade bien déterminé. Le rythme des saisons est régulier. Dans l'ensemble dans une même région, les conditions thermiques sont assez semblables d'une année à l'autre. La vitesse de croissance de l'Insecte, conditionnée par le milieu, est elle-même assez comparable d'une année à l'autre, si bien que l'arrivée des froids coïncide généralement avec le même stade de développement de l'Insecte (exception faite des rares espèces chez lesquelles le nombre annuel de générations est très grand). De plus, si parfois des conditions thermiques locales ou générales, ont activé ou retardé le développement de certains individus, l'hiver peut les mettre en diapause à des stades variés ; mais, seuls subsisteront au printemps ceux qui auront subi le froid prolongé sans dommages appréciables. Le rythme habi-

tuel se trouvera ainsi rétabli. Mais il faut spécifier encore ici, que cette possibilité ne se réalise que pour les espèces particulièrement sensibles au froid à certaines phases de leur cycle.

En résumé, pour un grand nombre d'espèces, il reste certain que toute température qui n'annihile pas complètement les processus métaboliques peut être supportée par les Insectes à une période quelconque de leur existence, à condition que cette température s'installe progressivement et que la durée d'exposition ne soit pas prolongée à l'excès. Si ces conditions sont réalisées, et elles le sont parfois dans la nature, la diapause dure tant que les rigueurs de l'hiver persistent, l'Insecte est en hibernation. Il reprend immédiatement sa vie active ou son développement avec le retour des chaleurs printanières. L'époque de l'engourdissement, comme celle du réveil, sont en relation avec l'optimum thermique de chaque espèce.

Reprise du métabolisme après l'hibernation. — Lors de l'élévation thermique on peut observer, soit une reprise normale, brusque ou progressive, soit une reprise anormale du métabolisme.

1. **REPRISE NORMALE DU MÉTABOLISME.** — Lorsque l'organisme a subi l'action brève du froid, les autres facteurs du milieu demeurant favorables, le retour à la chaleur entraîne la reprise immédiate du métabolisme, ainsi qu'il a été observé pour *L. sericata* (p. 80).

Normalement, l'activité du métabolisme varie au cours des diverses phases du cycle d'un Insecte. Après l'hibernation, l'intensité des échanges n'a donc pas une valeur semblable pour plusieurs individus de la même espèce. Cette intensité correspond forcément à celle de la période du développement où se trouve l'Insecte à la fin de son hibernation.

En dehors de cette raison liée à l'état du développement, l'activité du métabolisme, quand cesse la diapause, peut être différente pour des Insectes de même espèce, pris à la même phase de leur évolution. Les causes de ces différences doivent être cherchées, cette fois, dans l'influence même des variations thermiques sur l'organisme.

En effet, le passage de la température d'hibernation à une

température plus haute s'effectue tantôt d'une manière progressive tantôt d'une manière brusque. Le passage brusque détermine un choc thermique qui entraîne, d'emblée, une intensité des échanges très active, supérieure à celle qui s'établit lors d'une installation insensible de la température favorable. C'est ainsi, que les nymphes d'un Orthoptère, *Melanoplus differentialis*, étudiées par E. ROGERS (1929), présentent, avec l'augmentation graduelle de la température, une augmentation progressive de la consommation d'oxygène. Au contraire, les nymphes, amenées brusquement à une température élevée, consomment immédiatement plus d'oxygène que celles qui sont amenées insensiblement à cette même température. Cette stimulation du métabolisme par les changements brusques de température amène parfois une reprise de l'évolution, après la diapause hivernale, alors que les variations lentes sont sans effet. Une diapause de courte durée, chez *L. sericata*, arrive à être rompue par une brusque élévation thermique (p. 80). A. PICTET (1906) a également obtenu des éclosions prématurées avec *Arctia caja* et *Pieris rapæ* en les transportant brusquement à une haute température.

Plus encore, les Insectes qui vivent à une température constante élevée ont une activité de métabolisme inférieure à celle des Insectes du même stade, mais qui sont amenés graduellement ou brusquement à cette même température, après un séjour au froid. Cela n'est pas surprenant, car les élévations thermiques, rapides ou lentes, sont souvent données comme ayant un effet stimulant sur le développement. Je citerai seulement, les observations classiques de E. DUCLAUX (1876) sur l'évolution des œufs du ver à soie, celles d'ACQUA (1924) sur ces mêmes animaux. En ce qui concerne l'accélération du développement embryonnaire, on peut rapprocher des travaux précédents ceux de J. H. BODINE (1925), qui constate une rapidité de l'évolution des œufs de Sauterelles plus grande lorsque ceux-ci ont passé un certain temps à une basse température, que lorsqu'ils sont demeurés constamment à une température favorable.

De même pour *L. sericata*; des larves, privées de nourriture vers la fin de leur croissance, ne se réalimentent plus après quelques heures de jeûne, si elles demeurent à la température

constante de l'élevage (p. 75). Quand le jeûne est suivi d'un séjour à une basse température, on peut obtenir, par la suite, une reprise de la croissance lors du retour dans le milieu nutritif normal. Cette facilité de la reprise de l'alimentation est directement en relation avec la suractivité du métabolisme respiratoire résultant du choc thermique. Cette stimulation du métabolisme par les variations de température est également mise en évidence par les mesures de W. C. COOK (1927). Cet auteur, en mesurant l'activité respiratoire de *Porosagrotis orthogonia* Morr. observe une production de CO_2 plus grande, lorsque l'Insecte vit dans des conditions de température fluctuante, que lorsqu'il vit en température constante. Ce fait est encore à rapprocher des observations de J. HELLER (1925) qui a mesuré le métabolisme, chez les nymphes de divers papillons. A un même stade, les échanges sont beaucoup plus élevés pour les chrysalides qui ont subi un séjour au froid que pour celles qui sont demeurées à une température constante (voir p. 226).

Un autre facteur a également une influence sur la valeur de l'intensité du métabolisme, lors de la reprise des échanges : c'est la grandeur de l'écart thermique entre la température de l'hibernation et la température optimum. Dans certains cas, en effet, il semble que cette intensité des échanges après la diapause soit d'autant plus grande, que la température subie a été plus basse (à condition toutefois que l'abaissement thermique soit compris dans l'échelle des températures non nuisibles à l'organisme). Les expériences de J. HELLER sur les Lépidoptères paraissent témoigner en faveur de cette interprétation. La nymphose des chenilles s'effectue à 18° C. et les chrysalides sont ensuite transportées les unes à 25° C., les autres à 10° C., et d'autres maintenues à 18° C. Une fois ramenées à 25°, les chenilles des deux premiers lots (à 18 et à 10°) effectuent une métamorphose plus rapide que celles qui sont demeurées à 25° dès le début de la nymphose. La vitesse du développement et l'activité du métabolisme sont, en outre, plus grands pour les individus qui ont séjourné à la température la plus basse.

Cependant, cette stimulation du métabolisme à la suite du choc thermique, reconnue pour beaucoup d'Insectes par un grand nombre d'auteurs : E. DUCLAUX (1869), E. ROUBAUD (1922),

E. ROGERS (1929), J. R. PARKER (1929), J. H. BODINE (1925), D. LUDWIG (1926), etc., n'est pas vraie dans tous les cas; on ne saurait donc la généraliser. Certains Insectes, au contraire, subissent un retard dans leur développement, après un séjour, même peu prolongé, à des températures au-dessous de leur optimum thermique, ainsi que l'ont montré les expériences de A. HASE (1930), C. FRINGS (1903), J. T. HEADLEE (1914), etc. Les Sauterelles étudiées par J. PARKER (1929, 1930) présentent une accélération nette de leur développement à la suite d'alternances thermiques mais elles n'en présentent plus quand les températures successives sont distantes de 10 ou 20° C, ou si la durée du séjour à la température basse dépasse une certaine limite.

Il en est de même pour *Carpocapsa pomonella* L. La rupture de la diapause de cette chenille a été étudiée par J. P. BAUMBERGER (1914), qui a soumis des larves à diverses températures et en particulier à 43° F. (+ 6° C.). Après un séjour de 15 jours à cette température modérément basse, une partie des chenilles se sont nymphosées, une fois ramenées à la température du laboratoire. Celles qui sont demeurées en diapause ont eu une longévité plus grande que celles qui étaient demeurées à la température ordinaire. Après un séjour de 21 jours à 5° C., on n'obtient plus de nymphose et la longévité des larves n'est pas accrue.

En résumé, la reprise intense du métabolisme après un choc thermique est donc une possibilité qui dépend, d'une part, des conditions thermiques et de leur durée, d'autre part, de la sensibilité de l'espèce envisagée aux variations de température. Pour certaines espèces, cette possibilité de réactivation est très grande, les écarts thermiques peuvent être fort importants, et la durée de l'exposition au froid peut se prolonger sans atténuer l'accélération du métabolisme lors du retour à la chaleur. Pour d'autres espèces, au contraire, des écarts thermiques plus faibles sont susceptibles de stimuler les échanges. Pour d'autres enfin, la moindre variation de température autour de l'optimum, au lieu d'entraîner une activation, amène, au contraire, des perturbations qui se traduisent par un retard dans le développement. Si on ajoute encore que ces différents effets de la température sur la reprise du développement ne sont pas unique-

ment caractéristiques de genres ou d'espèces, mais se retrouvent dans une même espèce selon le stade touché par l'abaissement thermique, on donnera une idée de la gamme considérable des modalités de réactions causées par le froid.

Ces faits expliquent facilement les opinions divergentes des auteurs, les uns attribuant au froid un rôle utile, voire indispensable pour le développement d'un Insecte, les autres un rôle nettement nuisible à la marche normale du cycle.

2. REPRISE ANORMALE DU MÉTABOLISME APRÈS L'HIBERNATION. — Cette reprise anormale du développement peut se traduire par des modifications de l'aspect extérieur des Insectes, allant de simples variations morphologiques à la production d'individus tératologiques.

Après l'action du froid, même si le développement suit immédiatement le retour aux conditions thermiques favorables, on observe soit des perturbations dans la marche même de l'évolution, soit des divergences de comportement entre les Insectes qui ont séjourné à une basse température et ceux qui sont demeurés à une température optimum, soit enfin des modifications morphologiques. Parmi ces divers effets du froid, les variations d'ordre morphologique sont évidemment les mieux connues des naturalistes. Ces variations mettent d'ailleurs parfaitement en évidence l'importance des modifications physiologiques causées par une action plus ou moins prolongée des températures basses.

L'examen comparé des Lépidoptères dimorphes est très frappant à cet égard. De plus, il met en évidence, une fois encore, l'influence du stade de développement sur la multiplicité des effets causés par un séjour aux températures froides.

Les Papillons du genre *Araschnia* sont dimorphes suivant leur localisation géographique, c'est-à-dire suivant les conditions imposées à l'Insecte par son habitat. F. SUFFERT (1924) est arrivé à démontrer que si la nymphe se développe à une température moyenne, artificielle ou non, comprise entre 15° et 30° C., elle donne toujours la forme *A. prorsa*. En provoquant la diapause dès la formation de la chrysalide, et en la faisant durer pendant un temps correspondant à la période habituelle d'hibernation, il naît la forme *A. Levana*. En outre, suivant la durée

plus ou moins prolongée de la diapause, il obtient des formes intermédiaires entre les deux variétés. Par contre, il n'a pu obtenir la forme *prorsa* à une haute température si la pupa a subi un certain temps de diapause.

Cet exemple classique de variation naturelle, bien connu avant SUFFERT, mais étudié par cet auteur dans des conditions expérimentales nettement définies, établit d'une manière indiscutable l'influence des basses températures sur le métabolisme. Ces modifications peuvent entraîner, non seulement des variations d'ordre morphologique, mais des changements encore plus importants. Ainsi on constate parfois, non seulement un changement de coloration des testicules, mais leur suppression complète, comme l'a montré P. KOSMINSKY (1911) sur les Papillons. Les températures modérément basses (10-11° C.) peuvent même entraîner la production d'intersexués : les mâles sont modifiés dans le sens femelle et, inversement, les femelles sont modifiées dans le sens mâle. Dans le même ordre de faits, on peut encore citer les expériences de E. GABRITSCHVESKY (1928) qui, par un choc thermique, a obtenu certaines variétés morphologiques d'une même espèce (larves blanches du *Miastor metraloas*).

Les divers résultats expérimentaux obtenus avec *L. sericata*, joints aux exemples précédents, permettent de conclure de la manière suivante.

Les températures décroissantes, comprises entre l'optimum et le seuil de développement, ralentissent progressivement le métabolisme. A partir de l'optimum thermique, en descendant dans l'échelle des températures, on arrive à une limite à partir de laquelle l'Insecte entre en diapause. Si la température agissait seule sur des Insectes sains, cette limite thermique devrait coïncider théoriquement avec le seuil de développement. L'expérimentation justifie cette conception. Elle montre que la température qui détermine la diapause est voisine du seuil et, comme ce dernier, varie d'une espèce à une autre et, pour une même espèce, d'un stade à un autre. Dans la nature, au contraire, la température qui détermine la diapause n'est pas forcément au voisinage du seuil de développement. Elle est souvent plus élevée. Cette différence entre les réactions

des Insectes de laboratoire et ceux qui sont observés dans leur habitat est inévitable. Dans les conditions naturelles, les Insectes sont soumis à des actions défavorables complexes. De plus, avant l'action du froid, des individus de même espèce, de même âge, ont généralement vécu dans des conditions de milieu différentes. Chaque Insecte présente alors une réaction individuelle, en relation avec son état physiologique particulier.

Une fois la diapause établie, celle-ci dure tant que persistent les mêmes conditions thermiques. Elle cesse avec le retour à une température au-dessus du minimum thermique de l'activité.

La diapause se termine, dans ces conditions, par une reprise normale, accélérée, ralentie ou anormale du métabolisme. Ces différentes modalités de reprise du développement dépendent de l'intensité du froid subi, de la durée de la diapause, du stade touché par l'abaissement thermique, ainsi que de l'espèce envisagée. Elles dépendent encore de la modalité du retour à la chaleur : retour brusque ou progressif.

II

Diapause due au froid intense.

Au-dessous du seuil de développement, les processus métaboliques ne sont pas tous entièrement suspendus. Les observations de M. T. TOWNSEND (1926) sur les chrysalides de Lépidoptères et celles de A. HASE (1930) sur les Hémiptères montrent clairement que certains échanges persistent, alors que tout développement est arrêté. Ces échanges extrêmement faibles seraient progressivement décroissants, jusqu'à la température basse extrême qui entraînerait inévitablement la mort. Cette température critique est extrêmement variable. Elle dépend de l'espèce considérée, du stade du développement et de l'état physiologique de l'Insecte.

Il est possible que des températures voisines de 0° C., c'est-à-dire relativement proches du seuil de développement, soient des températures mortelles, ainsi qu'il a été montré pour

L. sericata (p. 57), ou si proches des températures mortelles, que l'Insecte subit un trouble organique suffisant pour empêcher la reprise normale de l'activité. La proportion des larves de *L. sericata* persistant en diapause, lors du retour aux températures favorables, après une exposition à une température comprise entre $+ 1^{\circ}$ et $+ 5^{\circ}$ C., semble mettre ce fait en évidence. Mais, la question des températures nuisibles à l'organisme est trop complexe pour pouvoir être discutée sans tenir compte du résultat de mesures précises de métabolisme, et surtout sans une analyse minutieuse des états physiologiques de l'Insecte.

En effet, les expériences faites sur *L. sericata* mettent en évidence le rôle considérable de ces états physiologiques dans le déterminisme des diapauses de l'Insecte par l'action des températures extrêmes. Pour résumer en quelques lignes ces résultats on peut dire :

1° la mortalité ou la diapause durable sont d'autant plus fréquentes, à la suite d'une exposition à une température proche de 0° C., que la larve se trouve en période de croissance, ou au début de la période prénymphale, c'est-à-dire à des phases de métabolisme intense. A ces périodes, la larve est de plus très hydratée et gorgée de matières alimentaires non digérées ;

2° la mortalité ou la diapause durable sont d'autant moins fréquentes, après une exposition à une température de 0° C. et même très au-dessous de 0° C., que la larve se trouve dans une phase du cycle, ou dans un état physiologique, où le métabolisme est peu intense : par exemple, pendant la période de croissance, à la suite d'une période de jeûne dans une atmosphère sèche ; — pendant la deuxième phase de la vie prénymphale ; — pendant une période de diapause due à la sécheresse.

Les troubles causés par les basses températures et susceptibles d'entraîner la mort, ou un état de diapause durable, sont donc en étroite relation avec l'intensité du métabolisme et avec la quantité d'eau contenue dans les tissus, au moment de l'action du froid. Des résultats de même nature ont été obtenus par un grand nombre d'auteurs ; je ne citerai, entre autres, que les observations de W. L. TOWER (1906, 1917), celles de K. BREITENBRECHER (1911, 1918) sur l'hibernation de *Leptinotarsa decemlineata* Say. W. L. TOWER estime que la résistance du

Coléoptère au froid est d'autant plus grande que sa déshydratation préalable est plus intense.

Selon le stade, selon le degré et la durée de froid subis, les troubles peuvent, dans l'ensemble, être attribués à deux causes principales.

1° Dans certains cas, en ce qui concerne *L. sericata*, l'arrêt de développement est déterminé par un arrêt de la fonction digestive. Celle-ci ne reprend pas à une haute température. Il est possible que le froid intense entraîne des perturbations dans le fonctionnement des sécrétions glandulaires, et amène la destruction de la flore bactérienne nécessaire à l'achèvement normal de la digestion.

2° Dans tous les cas, lorsque le froid est voisin d'une température mortelle, il détermine une altération des tissus de l'Insecte. Cette altération est d'autant plus grande et plus facile à provoquer que l'organisme est plus rapidement congelable, en raison de son état d'hydratation.

Limites de la résistance au froid. — Les résultats obtenus au cours des expériences tendant à provoquer une diapause durable par les grands froids sont en relation évidente avec les résultats obtenus par tous les auteurs qui ont étudié la limite de la résistance des Insectes aux températures extrêmes.

Cette limite de résistance, d'après MAXIMOV (dont le travail, en russe, a été analysé par B. P. UVAROV, 1931), se trouve au voisinage et au-dessus du point de congélation total des liquides organiques. Cette limite peut être extrêmement basse — 40° C. d'après N. PAYNE (1927) qui a étudié la survivance des Insectes après un séjour au froid. Les espèces étudiées par l'auteur sont variées : Coléoptères divers à habitat localisé aux zones froides ; larves d'Insectes tropicaux ou subtropicaux, vivant dans un milieu relativement peu variable (graines et farines) ; enfin divers Insectes aquatiques. Les travaux de N. PAYNE, joints à ceux de F. GUEYLARD et P. PORTIER (1926) ainsi qu'à ceux de H. KNIGHT (1922), montrent que, pour les espèces vivant en milieu constant, la résistance au froid est uniforme ; au contraire, pour les espèces qui subissent des variations saisonnières, il existe une variation rythmique de la température limite supportée, coïncidant avec la périodicité saisonnière. Les

données fournies par ces recherches, particulièrement par celles de N. PAYNE, mettent en évidence le rôle de la quantité d'eau de l'organisme dans la résistance au froid. Indépendamment de l'influence des variations saisonnières, cet auteur a étudié l'influence d'une déshydratation provoquée par des conditions expérimentales. Cette quantité est évaluée par rapport au poids total de l'Insecte, c'est-à-dire, dans une certaine mesure, par rapport à la masse des substances de réserve.

Il faut ajouter que, pour les basses températures, de même que pour les températures voisines du seuil de développement, la mort de l'Insecte, ou sa mise en diapause temporaire ou durable (exception faite de l'influence de l'état physiologique de l'Insecte) dépendent du degré de froid, de la durée de son action, de la rapidité du refroidissement, ainsi que de l'état hygrométrique du milieu initial. Ces faits ont été mis en évidence d'une manière diverse aux principaux stades du développement de *L. sericata*.

Les modifications organiques entraînées par une intense réfrigération ont été bien étudiées par un grand nombre d'auteurs. Elles ont une ressemblance avec celles qui sont occasionnées par l'action de la sécheresse.

Les mesures précises éclairent parfaitement le rôle joué par l'état physiologique dans la variabilité de la limite thermique susceptible d'entraîner la mort. En outre, ces mesures laissent supposer que l'origine des diapauses durables est dans les troubles organiques occasionnés à l'Insecte par son séjour à une température proche de la limite de résistance. En effet, avant d'atteindre cette limite extrême, les liquides du milieu intérieur et le protoplasme subissent une série de transformations dans leurs relations réciproques. Si les liquides intérieurs, composés en grande partie d'eau et de sels minéraux, se comportaient comme des solutions salines, ils devraient avoir un point de congélation correspondant au degré de concentration de la solution. Ceci expliquerait la résistance accrue des Insectes déshydratés avant leur exposition au froid. De plus, lors du refroidissement, les liquides intérieurs se concentreraient progressivement, par suite de la formation de cristaux de glace (P. BACHMETCHEV 1907), ce qui permettrait à l'Insecte de supporter une température progressivement décroissante. Mais les

liquides organiques ne sont pas que des solutions salines; ce sont des liquides coagulables, contenant en suspension des éléments figurés, des gouttelettes graisseuses et des protéides en pseudo-solution; de plus, ils sont en contact avec les tissus de l'Insecte et pénètrent dans les espaces intercellulaires. Lors de l'abaissement de température, le point de congélation par suite n'est pas celui d'une simple solution saline contenant des particules en suspension. Ce point de congélation dépend de l'interaction de ce milieu intérieur avec les tissus de l'Insecte, particulièrement avec le corps adipeux (N. PAYNE 1927-29, W. ROBINSON 1927-28, SAHAROV 1930). Un résumé des travaux relatifs à l'action du froid, telle que l'ont comprise ces auteurs, accompagnée de commentaires personnels du plus haut intérêt est donné par B. UVAROV (1931). Les auteurs estiment que le tissu adipeux de l'Insecte fonctionne comme un colloïde susceptible de déterminer et de maintenir un équilibre entre l'eau libre et facilement congelable et l'eau qui, au fur et à mesure de la chute thermique, est adsorbée par les particules colloïdales. Cette eau adsorbée se trouve encore de ce fait à l'état liquide à de très basses températures, — 20° C. par exemple.

Dans ces conditions, le rapport entre la quantité de liquides organiques et la masse du tissu adipeux joue un rôle considérable dans la résistance au froid. Plus les graisses seront abondantes et la quantité de liquide réduite, plus cette résistance sera grande et d'autant plus efficace, que la chute thermique sera plus lente. Ceci explique la moindre résistance des Insectes qui sont transportés brusquement d'une température élevée à une température voisine de 0° C.

Il est certain qu'avant d'arriver à la limite extrême de résistance, les tissus subissent d'importantes modifications physico-chimiques. Toutes ces modifications ont aussi lieu chez les Insectes qui vivent en diapause aux basses températures. En raison des réactions ordinaires des colloïdes protoplasmiques, ces transformations devraient être réversibles et l'organisme devrait retrouver son état physiologique initial, lors du retour aux conditions thermiques optima. C'est ce qui se réalise quand l'Insecte passe graduellement au froid sec, alors qu'il se trouve à un stade qui comporte un minimum d'hydratation des tissus et quand, après un bref séjour au froid, le retour à une

température élevée s'effectue d'une manière progressive. Le développement reprend alors normalement; parfois il est même légèrement accéléré, ainsi que l'ont montré les expériences faites sur *L. sericata*.

Par contre, lorsque la chute thermique a été brusque ou lorsque l'Insecte a subi une exposition au froid, soit à un moment de son évolution où ses tissus sont très hydratés, soit après un séjour dans un milieu très humide, cet équilibre entre l'eau libre congelable et l'eau susceptible d'être adsorbée par les colloïdes se fait mal. La congélation partielle de l'Insecte entraîne des troubles qui déterminent souvent la mort (*L. sericata*, p. 108) ou des perturbations organiques telles que le développement ne peut pas reprendre immédiatement lorsque la température remonte. L'Insecte demeure alors en diapause plus ou moins persistante (*L. sericata*, p. 83).

L'ensemble de ces faits montre combien les effets du froid varient, selon l'état de l'organisme, l'état du milieu où il se trouve, et selon la modalité de la chute thermique. On comprend alors que des Insectes hibernant dans des conditions naturelles puissent présenter des réactions différentes d'un individu à l'autre, lorsqu'on cherche à rompre la diapause hivernale. Ces faits aident à comprendre encore les résultats contradictoires et la diversité d'opinion des auteurs qui ont étudié des cas isolés de diapause, sans connaître, ni l'état physiologique initial de l'organisme sur lequel portaient leurs observations, ni le milieu où cet organisme avait vécu, avant et pendant son hibernation. On citerait aisément une série d'exemples soutenant deux interprétations opposées : le froid réactive l'Insecte et fait cesser la diapause; — le froid est un facteur susceptible de déterminer des diapauses durables. Dans une certaine mesure, les deux interprétations sont exactes, car le froid peut également provoquer l'un ou l'autre; tout dépend de l'ensemble des conditions dans lesquelles il agit.

III

Diapause due à la chaleur.

Toutes les recherches entreprises pour établir les relations entre la température et la vitesse du développement mettent en évidence une limite thermique, au delà de laquelle l'accélération de la croissance diminue. Si la température s'élève au-dessus de cette limite, la vitesse du développement devient de moins en moins grande, elle arrive à être nulle. A ce moment l'Insecte est en diapause, due à la chaleur.

La température à laquelle la diapause s'installe est relativement élevée. Elle varie selon les espèces et, pour une même espèce, selon le stade du développement et les conditions hygrométriques du milieu. La diapause due à une chaleur excessive a été obtenue et observée pendant plusieurs jours, en atmosphère humide, à 43° C., pour les larves de *L. sericata* au stade prénymphal. Dans ces conditions, pour cette espèce, la diapause est de brève durée, la mort en est toujours l'issue. Chez d'autres Insectes la limite physiologique supportable pour les échanges est plus élevée ; E. ROGERS (1929) donne 47° C. comme température extrême pour *Melanoplus differentialis*.

La résistance des Insectes à de très hautes températures est assez générale, si l'exposition à la chaleur est de courte durée. Ainsi L. BOUTAN (1907) a montré que le *Xylotrechus quadripes* Chevr., à divers stades, supporte, pendant quelques minutes, l'action d'une température comprise entre 50 et 60° C.

La limite de résistance a été recherchée pour un grand nombre d'Insectes. Elle est en moyenne de 45 à 55° C. selon les espèces. Ces températures limites, qui entraînent fatalement la mort si leur action se prolonge, par suite de modifications irréversibles dans les colloïdes protoplasmiques, sont rarement réalisées dans les conditions naturelles. Cependant, les Insectes, lorsqu'ils sont exposés directement au soleil, subissent parfois une chaleur rayonnante considérable qui devrait entraîner la mort. Cette chaleur intense devient la cause déterminante de

comportements particuliers qui entraînent l'Insecte à se dérober en partie aux rayons solaires directs (F. BODENHEIMER 1930). De plus, l'organisme semble pouvoir, dans certaines limites, réagir aux hautes températures. En effet, la température intérieure de l'Insecte est légèrement au-dessous de celle du milieu ambiant. Cette différence provient vraisemblablement de l'évaporation à la surface du réseau trachéen. Cette hypothèse a, en particulier, été émise par P. BUXTON (1924), qui envisage une sorte de régulation thermique, en relation avec une perte d'eau par la voie respiratoire. Des possibilités de cet ordre, en relation avec le comportement, ou avec des processus physiologiques encore obscurs, permettent seuls d'expliquer la résistance exceptionnelle de certains Insectes à de très hautes températures. Dans le cas de torpeur due à la chaleur il survient fatalement des phénomènes d'épuisement physiologique qui obligent à tenir compte de la durée de l'exposition, lorsqu'on veut apprécier les réactions de l'Insecte, une fois que celui-ci est ramené dans les conditions optima.

L'étude des échanges respiratoires fournit des indications utiles sur les modifications du métabolisme général de l'Insecte soumis à une température excessive.

Au cours des dernières années, un grand nombre d'auteurs se sont attachés à la recherche du métabolisme des Insectes (J. HELLER (1926, 1928), A. KROGH (1914), R. MUTTKOWSKI (1921), E. ROGERS (1929), P. SZWAJSÓWNA (1916), F. TAUCHERT (1929), S. R. TAYLOR (1927), etc.) et à l'étude de la relation entre la marche de la croissance et l'intensité des échanges gazeux. Cette étude nécessite une technique délicate, surtout elle se heurte à la difficulté d'opérer sur des animaux de même stade, physiologiquement comparables, et maintenus dans le même état d'immobilisation au cours des mesures. Malgré d'inévitables contradictions de détail, il résulte de l'ensemble, que les échanges gazeux ont une intensité qui s'accroît avec la température suivant les lois de VANT' HOFF et ARRHÉNIUS, jusqu'à un point critique, voisin de la mort, où la consommation gazeuse diminue brusquement : P. ORR (1925), H. W. POTONIÉ (1924), E. ROGERS (1929). On a vu, en particulier pour *L. sericata*, que la courbe du métabolisme de l'Insecte comporte des points maxima et minima, qui caractérisent des stades définis du

cycle. Il importe donc, lorsque on veut comparer le métabolisme de lots d'Insectes, à diverses températures, de ne faire les mesures que sur des animaux pris rigoureusement au même moment de leur développement, et après une croissance dans des conditions de milieu identiques. La plupart des auteurs évaluent l'activité du métabolisme respiratoire, d'après la consommation d'oxygène. Ce mode d'évaluation donne des indications utiles dans l'échelle des températures moyennes ou optima (H. POTONIÉ, 1924), mais est moins significative hors de ces limites. Il semble que le quotient respiratoire, ainsi que l'excrétion de gaz carbonique, renseigneraient mieux pour la recherche des perturbations physiologiques provoquées par les hautes températures. Si on s'en tient à des indications d'ordre général, on peut considérer qu'au delà d'une température optimum, la production de gaz carbonique diminue rapidement (A. КРОГН). Cette diminution traduit un ralentissement dans les oxydations.

La diapause occasionnée par les fortes chaleurs, de même que la diapause déterminée par l'action d'autres facteurs du milieu, sont toutes deux caractérisées par une inactivité totale ou presque totale. Avant la phase de torpeur, lorsque l'Insecte séjourne à cette haute température critique, on peut observer, pendant quelques instants, une activité désordonnée et extrêmement intense. Cette activité pathologique correspond à des contractions musculaires anormales. Ce fait, observé chez *L. sericata* (p. 89), peut être rapproché des résultats obtenus par D. F. MILNER (1929). Celui-ci a montré que pour une intensité lumineuse donnée l'intensité des contractions musculaires est constante dans les limites comprises entre 10 et 30° C. Seule, la fréquence grandissante des contractions détermine une activité qui croît avec la température. A partir de 30° C., et surtout au delà, l'intensité des contractions diminue. Il semble qu'on puisse interpréter cette modification dans le fonctionnement musculaire comme le résultat de troubles apportés par la chaleur excessive.

Lorsque la phase de torpeur est causée par un séjour prolongé à une température élevée, ou par une brève exposition à une température proche de la limite de résistance de l'organisme, les troubles causés par l'action du milieu nuisible

sont souvent très importants. L'Insecte demeure en diapause durable, lorsqu'il est ramené à la température optimum, si l'action de la chaleur s'exerce à des stades du cycle où l'organisme est particulièrement sensible (à fin de la période d'alimentation chez *L. sericata*, p. 91). Dans d'autres cas, cependant, l'Insecte n'entre pas en diapause. Son évolution reprend après un temps variable ; mais, les perturbations apportées à l'organisme sont si grandes, que l'on obtient presque toujours des individus anormaux.

Des constatations analogues ont été faites, entre autres par H. SING-PRUTHI (1924) sur le *Tenebrio molitor* et par E. ROUBAUD (1909) sur la Mouche Tsé-Tsé, *Glossina palpalis* dont la pupa a vécu à une température excessive.

En résumé, l'action seule de la chaleur excessive a des répercussions sur le cycle qui sont déterminées par des altérations profondes de l'organisme. Il est d'ailleurs rare que, dans les conditions naturelles, les Insectes subissent des températures qui les mettent dans une torpeur uniquement déterminée par l'action de la chaleur. Le jeu des tropismes détermine souvent la localisation des Insectes dans des abris variés pendant les heures de plein soleil. Tous les cas de diapause donnés comme dues aux hautes températures ressortissent en fait beaucoup plus à l'action de la sécheresse qu'à celle de la chaleur. Cette dernière n'agit que d'une manière indirecte, comme agent habituel de dessèchement pendant la saison chaude : dessèchement de l'atmosphère ou des nourritures diverses des Insectes.

Les diapauses déterminées exclusivement par la chaleur sont donc surtout accidentelles ou d'ordre expérimental.

IV

Diapause due à la sécheresse.

Un autre facteur de diapause, aussi actif, souvent même plus actif que la température, est l'état hygrométrique ; qu'il s'agisse de sécheresse, ou d'humidité excessive.

Il est de toute évidence, et reconnu depuis longtemps, que la teneur en eau des tissus joue un rôle considérable dans la rapidité de la croissance, ainsi que dans les modifications de cycle et de comportement des Insectes. Il est impossible de donner une évaluation moyenne du rapport de l'eau organique au poids sec. Ce rapport est essentiellement variable d'une espèce à l'autre, et même au cours du cycle normal des individus d'une même espèce. Il est à présumer, à plus forte raison que, si l'Insecte se développe irrégulièrement, ou si le développement s'arrête, cette teneur relative en eau doit subir des fluctuations diverses, dans un sens ou dans l'autre. Quelques indications de cet ordre ont été données précédemment pour *L. sericata* dans différentes conditions et phases du cycle (p. 189 à 214).

La source principale de l'eau contenue dans l'organisme est d'origine alimentaire. La teneur relative d'un Insecte en eau est, au moins en partie, fonction de l'hydratation des substances qui composent son régime habituel. Les chiffres donnés dans un travail récent de W. ROBINSON (1928) montrent que, dans l'ensemble, il y a une relation évidente entre la teneur en eau des aliments absorbés par un Insecte et l'hydratation des tissus de ce dernier. Toutefois, il est impossible de relever, d'une espèce d'Insecte à une autre, une constance de rapport entre l'eau alimentaire et l'eau organique.

Une preuve que l'hydratation des tissus résulte d'une absorption d'eau par les voies digestives est fournie par l'augmentation de poids durable des larves déshydratées de *L. sericata* une fois que celles-ci ont absorbé de l'eau (p. 210).

Avec son régime alimentaire spécifique et si les conditions de milieu sont optima, un Insecte contient, à un même stade, une quantité relative d'eau à peu près constante. Cette teneur en eau correspond, en quelque sorte, à un développement idéal, par conséquent, celle qui correspond au meilleur fonctionnement de l'organisme.

Ce rapport optimum entre le poids sec et le poids frais subit de grandes fluctuations si l'animal absorbe une nourriture déficiente en eau. La quantité d'eau que l'Insecte est capable de perdre sans mourir est variable d'une espèce à l'autre. Des évaluations comparatives de cet ordre ont été faites par

J. BREITENBRECHER (1918). La survivance est obtenue, malgré une perte d'eau de 50 0/0, chez *Leptinotarsa decemlineata* SAY ; d'autres espèces succombent au contraire pour une perte moindre (25 0/0 chez *Cotalpa lanigera* L.). La résistance à la sécheresse est d'ailleurs extrêmement variable au cours du cycle d'un Insecte. Ainsi, *L. sericata* peut persister en diapause au stade larvaire malgré une perte importante d'eau organique (p. 206) ; la déshydratation de l'adulte entraîne au contraire très rapidement la mort.

Il faut insister sur le fait que la valeur comparative de chiffres de cet ordre n'a d'intérêt que si les poids frais initiaux sont non seulement ceux d'Insectes pris au même stade, mais également ceux d'individus dont le développement s'est effectué dans des conditions de milieu optima.

Ainsi, lorsque des larves de *L. sericata* ont été élevées dans un milieu très hydraté, et maintenues au cours de la première phase de la vie prénymphe dans une atmosphère très humide, leur résistance à la sécheresse brusque est bien moins grande que si la croissance larvaire et le début de la vie prénymphe se sont effectués dans un milieu insuffisamment hydraté.

Outre l'eau d'origine alimentaire, l'hydratation des tissus résulte de l'absorption d'eau sous forme de vapeur d'eau passant directement de l'air dans l'organisme, soit par les téguments lorsqu'ils sont suffisamment perméables, soit surtout par le réseau trachéen. Ce fait, mis en évidence par J. BREITENBRECHER (1918) pour *Leptinotarsa decemlineata*, a été pris en considération lors de l'analyse d'une rupture de la diapause causée par la sécheresse chez *L. sericata* (p. 154).

Enfin, l'hydratation doit être cherchée dans l'organisme lui-même. Dans certaines conditions et si l'apport d'eau alimentaire est insuffisant, ou la vapeur d'eau dans le milieu déficitaire, l'hydratation des tissus de l'Insecte peut se maintenir pendant un certain temps, grâce à l'eau qui résulte du métabolisme et provient de l'oxydation des substances de réserves. Les résultats obtenus par P. BUXTON (1930) sur *Tenebrio molitor* montrent que cette espèce garde, malgré le jeûne et les variations dans l'humidité atmosphérique, une teneur en eau constante. Cette hypothèse, d'ailleurs confirmée par des résultats précis, aide à comprendre bien des faits con-

cernant la diapause en milieu déshydraté. Elle aide également à comprendre comment certains Insectes peuvent vivre aux dépens de substances très peu riches en eau et dans des milieux souvent dépourvus d'humidité. C'est le cas des larves de Longicornes qui vivent dans des bois secs, c'est également celui des larves de Coléoptères qui s'alimentent de graines : Céréales ou Légumineuses. Les chiffres donnés par W. ROBINSON (1928) sont également en faveur de cette interprétation. Ainsi, *Sitophilus granarius* renferme une proportion d'eau qui représente 46 à 47 0/0 de son poids, tandis que le grain dont il se nourrit en contient 9 à 11 0/0 seulement. De même pour *Sitophilus oryzae* dont la teneur en eau oscille entre 48 et 50 0/0 et celle du riz entre 15 à 16 0/0.

Dans les conditions naturelles, il est rare que la quantité d'eau nécessaire à l'Insecte corresponde exactement aux nécessités physiologiques de l'organisme. Elle est soit au-dessus, soit au-dessous de l'optimum. D'ailleurs, dans l'ensemble, les conditions thermiques saisonnières coïncident rarement avec des conditions hygrométriques optima correspondant aux diverses températures. En effet, en été, plus la température est élevée, moins l'eau est abondante. Les conditions thermiques favorisent cependant une croissance active et un métabolisme élevé qui entraînent à la fois une consommation et une perte d'eau importantes. La sécheresse fait donc obstacle à la croissance, que favorise la température. Parallèlement, l'automne ou l'hiver sont généralement des saisons humides. Les conditions thermiques sont cette fois celles qui occasionnent une croissance ralentie, un métabolisme ralenti, c'est-à-dire une consommation d'eau faible, et une perte d'eau organique insignifiante.

Les Insectes sont donc soumis, dans nos contrées, à des conditions externes qui, dans l'ensemble, et pour certaines espèces, entraînent des perturbations inévitables dans l'équilibre entre la masse du corps et l'eau organique. Ces ruptures d'équilibre amènent des modifications dans le fonctionnement physiologique de l'Insecte. Elles se traduisent par du ralentissement dans la croissance, par des arrêts d'activité ou d'évolution, par des diapauses ou, si les conditions sont trop défavorables, par la mort. Toute la série des perturbations de

développement, obtenues expérimentalement avec les larves de *L. sericata* soumises à des conditions variées de température et d'humidité, se retrouve ainsi chez des Insectes pris dans la nature.

Les troubles occasionnés à l'Insecte par l'insuffisance d'eau organique sont considérables puisqu'ils déterminent des modifications extrêmement importantes dans la marche du développement et entraînent parfois la mort. Tous les tissus n'ont un fonctionnement physiologique normal que pour une teneur en eau déterminée. Cette teneur ne peut être augmentée ou diminuée sensiblement sans entraîner des perturbations dans le fonctionnement de l'organisme. Dans des conditions favorables d'alimentation et de milieu, l'équilibre entre l'eau et le poids sec, est, comme on l'a vu ailleurs, à peu près constant à un même stade. Il est réglé par l'imbibition, l'adsorption, la pression osmotique. Ces actions varient autour de ce point d'équilibre optimum, soit dans un sens, soit dans l'autre, si les apports d'eau sont excessifs ou insuffisants. Si l'apport d'eau est insuffisant, la pression osmotique change, les cellules se vident peu à peu de leur eau et perdent progressivement leur turgescence. C'est alors que le protoplasme entre en vie ralentie. Si la sécheresse devient très forte, on pourra obtenir une coagulation de la substance protoplasmique. A ce moment, la possibilité de résistance en vie ralentie, en diapause, et la reprise ultérieure du développement dépendent de la réversibilité de la réaction. Cette réversibilité, n'est possible que si le protoplasme à cet état garde encore une certaine pression osmotique micellaire propre. W. ROBINSON, dans son travail sur la conservation de l'eau dans les tissus des Insectes met en évidence ces faits, par ailleurs bien connus.

ROBINSON distingue, évidemment, dans l'eau des tissus, l'eau libre et l'eau liée au protoplasme par adsorption aux micelles. D'après cet auteur, la perte d'eau, lors du dessèchement progressif des tissus de l'Insecte, porte tout d'abord sur l'eau libre. Lorsque toute l'eau libre a disparu d'une cellule, il reste encore cette eau adsorbée qui subit beaucoup moins que l'autre les conditions de milieu. Cette eau permet à l'Insecte

de vivre en diapause pendant un temps variable, même dans un milieu qui demeure desséché. Tant que l'eau liée au protoplasme persiste, les micelles gardent la possibilité de reprendre de l'eau. Les tissus s'hydratent et les micelles protoplasmiques forment à nouveau un colloïde de pression osmotique suffisante pour permettre la reprise du fonctionnement physiologique de l'organisme. Cette réhydratation et ce gonflement des cellules desséchées sont observés facilement, sur le tissu adipeux de la larve de *L. sericata* qui a vécu en diapause à la suite de l'action d'un milieu sec (p. 212).

Un autre point a également une grande importance pour la possibilité de résistance d'un Insecte à un milieu desséché ; c'est le rapport entre l'eau qui reste dans le protoplasme lorsque l'animal est déshydraté et l'eau totale contenue dans l'organisme normalement hydraté. Plus ce rapport est grand, mieux l'Insecte supporte la déshydratation. Les mesures de W. ROBINSON, faites sur divers Insectes, Coléoptères et Orthoptères, mettent nettement ce fait en évidence.

Si on compare la teneur en eau des larves de *L. sericata* en fin d'alimentation et la teneur de ces larves à la fin de leur diapause (Tableau XXIII, p. 206), on peut estimer que le rapport entre l'eau qui reste chez les larves à la limite de leur résistance à la sécheresse et l'eau totale en fin de croissance est environ de 70 0/0. La résistance d'un Insecte à la dessiccation est donc inévitablement liée à la nature physico-chimique spécifique de son protoplasme. Il faut ajouter que, pour une même espèce, cette résistance est différente d'un stade à l'autre et, à un même stade, est en relation avec l'hydratation de l'Insecte, c'est-à-dire avec la quantité d'eau totale contenue dans l'organisme au moment où agissent les facteurs déshydratants. L'étude du rôle de la sécheresse sur le comportement d'un Insecte, ou sur son développement, oblige à préciser son stade et à connaître exactement les conditions d'hydratation et de température dans lesquelles il a antérieurement vécu. De plus, il est d'observation courante, qu'une déshydratation brusque peut amener de grandes perturbations dans le développement (A. GIARD, 1894, 1896) ou même parfois la mort. Il est certain que, pour les réactions signalées plus haut, on doit tenir compte du facteur temps et que les

Insectes sont d'autant plus aptes à résister à la sécheresse que celle-ci s'installe d'une manière progressive.

Pendant la période d'inactivité qui résulte de l'influence de la sécheresse, les échanges gazeux sont évidemment réduits. Les mesures faites sur *L. sericata* (p. 227) à diverses périodes d'une diapause due à la sécheresse montrent, comme on pouvait s'y attendre, une diminution progressive de l'activité respiratoire. Des observations de même nature ont été faites par de nombreux auteurs. P. BUXTON (1930) a noté une activité très faible du métabolisme en atmosphère sèche chez le *Tenebrio*. Par ailleurs G. T. CALDWELL (1925), en évaluant le métabolisme par la production de gaz carbonique, a obtenu des résultats intéressants chez divers animaux et en particulier chez le *Tenebrio*. Cet auteur a remarqué qu'il y a une relation entre la déshydratation et l'élimination de gaz carbonique. Tout d'abord, il note, au cours d'une première phase, une augmentation graduelle de la production de ce gaz, à la suite de quoi vient une deuxième phase, pendant laquelle le métabolisme respiratoire diminue et devient bien inférieur à la normale. La période de plus grande production de CO_2 correspond au début de la déshydratation et persiste jusqu'au moment où la perte d'eau de l'Insecte atteint une limite évaluée par CALDWELL à la moitié du temps de dessiccation compatible avec la vie. Il serait possible, qu'au début de la période de déshydratation, une plus grande combustion corresponde à une période où l'Insecte retient l'eau résultant du métabolisme. Ce serait une sorte de régulation physiologique de l'équilibre de l'eau. Par la suite, l'organisme s'affaiblissant, cette régulation deviendrait de plus en plus difficile en raison de la déshydratation des tissus. Alors l'Insecte entrerait dans la période de diapause, caractérisée par un métabolisme d'intensité progressivement décroissante. Par ailleurs, D. FINK (1925) observe une diminution de la production de gaz carbonique chez *Leptinotarsa decemlineata* au cours de sa diapause.

L'action prolongée et constante de la sécheresse conduit fatalement à la coagulation des micelles protoplasmiques et à la mort de l'organisme. Certains Insectes peuvent résister d'une manière considérable à de telles conditions de milieu, même si la sécheresse est associée à une chaleur excessive. Ainsi,

W. L. TOWER estime que *Leptinotarsa undecimlineata*, qui estive dans les savanes de Vera-Cruz, supporte, au cours de sa diapause, des températures de 60 à 65° C. pendant le jour. Cette température a été prise dans le sol, aux emplacements où ces Coléoptères s'enterrent. Il faut ajouter que cette température n'est pas constante et que, la nuit, le thermomètre descend à + 3° C. La durée de la diapause, dans ces conditions excessives, peut cependant être fort longue (1 an et parfois plus). Au laboratoire, W. L. TOWER a réalisé des conditions expérimentales semblables aux précédentes, et a pu maintenir en vie latente, pendant 15 mois, une espèce du même genre, *L. decemlineata*. Après ce temps, l'auteur a pu obtenir la reprise du développement d'une partie des individus : 76 sur 300 exemplaires mis en expérience.

Pour d'autres espèces, la résistance à la sécheresse, tout en étant très prononcée, n'atteint pas celle que W. L. TOWER signale pour les *Leptinotarsa*. *Lucilia sericata* a pu être maintenue en diapause pendant 5 mois seulement, dans un milieu sec, à une température de 22° C. Mais la durée de cette diapause peut être beaucoup plus longue dans des conditions thermiques fluctuantes.

Rupture de la diapause due à la déshydratation. — La diapause définie sous le nom d'estivation dans les conditions naturelles est toujours due aux actions associées de la sécheresse et de la température. On peut cependant, expérimentalement, obtenir une diapause due à la sécheresse seule dans l'échelle des températures optima.

Lorsque le séjour en milieu desséché, associé ou non à une alimentation déficitaire en eau, n'a pas été trop prolongé, on peut obtenir parfois, mais rarement, une réactivation de l'Insecte par un choc thermique (Tabl. XXIV, lots 1-2, p. 208). La proportion des larves de *L. sericata* ainsi réactivées est toujours très faible. On sait, en effet, que, dans certains cas, pour des espèces peu sensibles aux fluctuations de température autour de l'optimum, un ou plusieurs chocs thermiques répétés amènent une stimulation du métabolisme, qui se traduit par une accélération du développement ou par une reprise des échanges interrompus par des influences diverses

[J. BODINE (1928, 1929), D. LUDWIG (1928), J. R. PARKER (1929, 1930), L. M. PEAIRS (1927), E. ROGERS (1927) etc...].

En ce qui concerne *L. sericata*, la reprise du développement, lorsque la larve est en diapause par la sécheresse, ne peut être obtenue que si l'Insecte absorbe de l'eau. En effet, quelle que soit la manière dont l'eau pénètre dans l'organisme, par les voies respiratoires, les téguments ou la voie digestive, les larves reprennent progressivement l'eau qu'elles ont perdue. La difficulté de réhydratation est en relation avec le degré de déshydratation du protoplasme, c'est-à-dire avec l'intensité de la sécheresse subie et avec la durée de la diapause. Pour cette espèce, plus l'Insecte est desséché, plus la réhydratation est difficile. La reprise du métabolisme est alors facilitée par l'action combinée de l'eau et de la chaleur.

Un grand nombre d'espèces, en diapause par la sécheresse réagissent comme *L. sericata*, lors de l'hydratation du milieu. Ainsi, les larves de *Sciara medullaris* Gd. observées par A. GIARD (1902) sont réactivées par un choc thermique en présence d'eau. La souplesse de cette espèce aux fluctuations hygrométriques est telle que cet auteur a pu, à plusieurs reprises, et pour de mêmes larves, faire alterner des phases de diapause et de vie active.

F. PICARD (1925), après avoir gardé des galles de *Cynips calicis* à sec, pendant 18 mois, a obtenu un nombre considérable d'éclosions après avoir placé ces galles à l'humidité. W. L. TOWER a obtenu la réactivation de *Leptinotarsa decemlineata* après une période d'estivation de 15 mois, en humidifiant le milieu dans lequel estivaient ces Insectes.

Lorsque l'Insecte déshydraté est mis en contact avec de l'eau et que, en dépit d'un choc thermique, il ne se réhydrate pas, on peut encore déclencher la reprise de l'activité, l'hydratation, puis la reprise du développement en associant à ces facteurs divers excitants ; la lumière ou des traumatismes (*L. sericata*, p. 154). D'autres exemples montrent également qu'il est possible de stimuler le développement par des excitations mécaniques. Ainsi, H. SING-PRUTHI (1925) a pu accélérer par ce moyen la métamorphose de *Galleria mellonella*. Toutefois, ce fait, contesté par TCHANG-YUNG TAI (1929) ne peut être accepté sans réserves. Par ailleurs, F. HOLDAWAY (1930) a observé

une accélération de la pupaison de *L. sericata*, lorsque la larve en diapause est piquée par un parasite, en l'espèce *Alysia manducator*.

Lorsque les Insectes sont maintenus en diapause à une haute température dans un milieu sec, jusqu'au voisinage de leur limite de résistance, il est possible de provoquer la reprise du métabolisme et, parfois, la reprise du développement, par une hydratation. Souvent alors, on obtient des formes anormales. Ainsi, H. SING-PRUTHI (1924) a obtenu des *Tenebrio* qui présentent des moignons d'ailes sous leur chitine larvaire. Dans ce cas, la déshydratation semble avoir, plutôt que la température, empêché la mue nymphale de se produire. La métamorphose a débuté sous les téguments larvaires et l'auteur a obtenu des individus de constitution intermédiaire entre la forme larvaire et la forme nymphale. Des formes anormales peuvent être également obtenues dans ces conditions défavorables chez *L. sericata*, lorsque des larves ont longtemps vécu en diapause dans un milieu sec. Les adultes issus de ces larves ont fréquemment des ailes qui ne deviennent jamais fonctionnelles. Celles-ci n'arrivent pas à se déplier au moment de l'éclosion.

Estivation. — Depuis fort longtemps, les naturalistes ont observé des Insectes en arrêt d'activité, alors que les conditions thermiques de la saison étaient favorables au développement. Déjà, parmi les remarquables observations de RÉAUMUR, on trouve des exemples de cet ordre. Ceux-ci, d'ailleurs, abondent dans les travaux entomologiques et sont qualifiés de repos estival ou estivation. La majorité des auteurs se bornent à signaler le fait, sans analyser les causes qui le déterminent. Les observations systématiques, relativement rares, mettent nettement en évidence le rôle joué par la sécheresse dans ce repos d'été. Parmi ces dernières, celles de A. GIARD (1894, 1896, 1902) soulignent l'action de l'anhydrobiose dans les retards d'éclosion. Pour cet auteur, seule la déshydratation détermine la diapause de différentes espèces de Cochenilles du genre *Margarodes*, ainsi que celle du Chalcidien *Lygellus epilachnæ* Gd. et du Diptère *Sciara medullaris* Gd.

Parmi les travaux de P. MARCHAL (1897), on relève également de fréquents exemples, montrant l'influence de la déshydrata-

tion sur la marche plus ou moins rapide de l'évolution d'une espèce. Ainsi, les Cécidomyies des céréales ont un nombre de générations annuelles en relation directe avec les conditions hygrométriques. De même, la Cécidomyie du Poirier, *Diplosis pirivora*, présente un développement relativement lent dans des conditions de sécheresse. L'humidité, au contraire, favorise nettement des éclosions précoces.

De nombreux cas d'estivation se retrouvent dans les travaux de F. PICARD (1913, 1925, 1926). Cet auteur fait ressortir, de la manière la plus nette, le rôle de l'anhydrobiose dans le ralentissement du développement d'Insectes appartenant aux groupes les plus divers. Tel est le cas d'*Hesperophanes griseus* F., dont la croissance larvaire dure un an et parfois moins. Cette croissance n'est cependant pas toujours aussi rapide. Elle peut exiger plusieurs années si la larve vit en captivité dans du bois desséché.

F. PICARD signale également le cas du *Cynips calicis*, dont l'estivation cesse en présence d'humidité ; celui d'*Halicta ampe-lophaga* Guer. qui tombe en torpeur après la sécheresse de l'été, alors que la température est encore fort élevée, et celui de l'Anthonôme du Pommier, dont la diapause débute au mois de mai et se prolonge pendant toute la saison chaude.

Dans le groupe des Chrysomélides on connaît un grand nombre d'espèces estivantes, dont les plus classiques sont les *Leptinotarsa* si bien observés par W. L. TOWER. Un autre Chrysomélide, *Entomoscelis adonidis*, a été étudié par K. SAJÓ. Ce dernier a contrôlé au laboratoire ses observations faites dans le milieu naturel. Après avoir suivi l'alimentation, puis l'enfouissement des Chrysomèles, il les a maintenues dans le tube plein de terre où elles s'étaient creusé une logette. Le tube a été laissé à sec à 26-29° C., dans ces conditions l'estivation a duré de mai à octobre.

Il semble inutile de multiplier les exemples, des faits d'estivation, leur relation avec la sécheresse étant bien connue de tous les naturalistes.

Hibernation et déshydratation. — Le froid, lui aussi, lorsque les conditions de milieu le permettent, détermine une déshydratation des tissus. On sait, en effet, que la survivance aux

températures extrêmes, basses ou hautes, est liée, dans un cas comme dans l'autre, à une déshydratation du protoplasme.

Je rappellerai ici certains cas de la diapause initialement due à l'action d'une température basse. Si le froid n'est pas excessif, ni de très longue durée, la reprise du développement peut être consécutive à une élévation thermique. Parfois, cependant, lorsque le froid a été plus vif et la durée du séjour plus accentuée, la diapause persiste fréquemment lors du retour à une température optimum. Dans ce cas, il ne faut pas toujours attribuer cette persistance à des troubles causés par une température basse, mais à la déshydratation qui résulte d'une chute thermique progressive. La rupture de cette diapause est alors obtenue par une exposition à une température chaude et humide. Cette déshydratation par le froid explique pourquoi, dans bien des cas, les auteurs qui ont tenté de rompre l'hibernation d'un Insecte par l'action seule de la température se sont heurtés à des insuccès (voir discussion Exp. E. Roubaud, p. 167-171).

Parfois, d'ailleurs, certains auteurs ont remarqué une déshydratation de l'Insecte avant l'hibernation. Les travaux classiques de W. L. TOWER (1906, 1917) sur les diverses espèces de *Leptinotarsa* mettent nettement ce fait en évidence. N. PAYNE (1927) voit même dans la déshydratation préhivernale un phénomène spontané. Les observations de cet auteur ont porté sur deux chenilles : *Isia isabella* et *Diacrisia virginica*. Chez ces chenilles, cette déshydratation serait telle, que l'Insecte ne renfermerait pratiquement plus de liquide sanguin. Sans discuter ici de la modalité et du déterminisme du phénomène, on doit constater que de semblables espèces, même lorsque leur diapause hivernale est à ses débuts, et à plus forte raison lorsqu'elle touche à sa fin, ne peuvent reprendre leur vie normale quand la température s'élève. La réactivation ne peut avoir lieu qu'après une hydratation suffisante qui compense la perte initiale.

D'ailleurs, D. FINK (1925), dans son étude physiologique sur l'hibernation de *Leptinotarsa decemlineata*, estime que cet Insecte doit entrer en contact effectif avec de l'eau pour que sa diapause soit rompue. Faute d'eau, il ne peut absorber de nourriture. Les observations de M. T. TOWNSEND (1926) sur *Carpocapsa pomonella*, celles de K. BABCOCK (1927) sur la Pyrale du

mais, de M. STANDFUSS (1896) sur les chenilles hibernantes de divers Papillons de la zone paléarctique, confirment le rôle de l'humidité dans le déterminisme de la reprise du développement après une diapause hivernale.

Dans certains cas, lorsque la déshydratation n'a pas atteint la limite de résistance de l'Insecte, on a vu (Tabl. XXXIV) qu'une élévation brusque de température provoquait une légère reprise du métabolisme. Celle-ci, en ce qui concerne *L. sericata*, n'est qu'exceptionnellement suivie d'une reprise du développement. D'autres Insectes, estivants ou hibernants, reprennent parfois leur développement à la suite d'un simple choc thermique. Dans ce cas, il est possible que la légère reprise du métabolisme, signalée plus haut, détermine la formation d'une petite quantité d'eau métabolique qui resterait dans les tissus. Celle-ci serait suffisante pour permettre une mise en marche progressive de l'activité.

V

Diapause due à l'humidité.

Lorsque le rapport entre l'eau et le poids sec de l'Insecte indique une contenance en eau très supérieure à l'optimum caractéristique de l'espèce ou du stade, le métabolisme se trouve modifié et progressivement inhibé. Un excès d'humidité entraîne donc des perturbations dans le développement. Ce fait a été mis en évidence pour *L. sericata* dans la partie expérimentale de ce travail.

La diapause due à un excès d'eau, comme la diapause due à la sécheresse, peut être réalisée à tous les degrés de l'échelle thermique compatibles avec la vie. L'Insecte, en diapause dans un milieu très humide, est extrêmement fragile. On sait en effet qu'une hydratation excessive diminue considérablement la résistance aux températures hautes ou basses. Les expériences de M. W. BEATTIE (1928) sur *Calliphora erythrocephala* sont très démonstratives à cet égard. De plus, lorsque l'Insecte

est exposé à des températures modérément basses, le milieu très humide favorisé les invasions cryptogamiques et bactériennes.

Pour l'humidité, comme pour tous les autres facteurs du milieu, on ne peut donner aucune indication générale concernant le degré d'hydratation susceptible d'entraîner la diapause. Ce degré est variable d'une espèce à une autre et d'un stade à un autre. Ainsi, *L. sericata* effectue sa croissance dans un milieu extrêmement humide, alors que les périodes prénymphe et nymphe doivent s'accomplir normalement dans un milieu relativement très peu hydraté. *Tomicus typographicus*, étudié par C. HENNINGS (1907) présente, au contraire de *L. sericata*, un retard important de sa croissance si le milieu est très humide. Les œufs de Sauterelles, *Melanoplus mexicanus* Sauss. et *Camnula pellucida* Sudd. étudiés par J. PARKER (1930), ont, de même que ceux de *L. sericata*, un développement d'autant plus rapide à 27° C. que l'humidité du milieu est plus grande.

La diapause causée par un excès d'eau dans les tissus est rompue par un séjour temporaire dans un milieu sec. La rupture est d'autant plus rapide que la température est plus élevée (exclusion faite des températures hautes défavorables au développement). Lorsque la diapause en milieu humide a eu lieu à une température extrême, basse ou haute, elle n'est pas rompue immédiatement lors du retour à une température et un état hygrométrique optima. L'excès d'eau dans l'organisme a entraîné, dans ces conditions, des lésions plus ou moins profondes que, seul, le temps atténue. Dans ce cas, si l'Insecte demeure dans un milieu sec, il arrive que ses tissus se déshydratent peu à peu, avant que l'état pathologique ait cessé, et il meurt ou vit alors en diapause occasionnée cette fois par la sécheresse (*L. sericata*, p. 158).

VI

**Diapause due à un régime alimentaire anormal
ou à un séjour dans un milieu asphyxique.**

Alimentation irrégulière. — La marche du développement est en relation étroite avec la régularité du régime alimentaire, ainsi qu'avec la quantité et la qualité des aliments ingérés.

Un régime irrégulier allonge considérablement la durée de la période de croissance, c'est-à-dire le stade larvaire. Des prolongations de cet ordre sont obtenues expérimentalement, sans aucune difficulté avec les larves des Diptères (*L. sericata* (p. 64), *C. erythrocephala* (p. 233)). Ce fait est fort connu et un grand nombre d'auteurs ont obtenu des résultats analogues ou observé des faits semblables dans les conditions naturelles. P. DE BOISEZON (1930) a obtenu un ralentissement du développement larvaire de *Culex pipiens* L. en fournissant aux larves une nourriture insuffisante. De même les larves de *Miastor metraloas*, étudiées par E. GABRITSCHESKY (1928), vivent à l'état ralenti et ne se reproduisent pas si elles jeûnent. Les travaux de S. KOPEC (1924) sur l'inanition et la durée de vie chez les Insectes, avec expérimentation portant principalement sur *Lymantria dispar* L. montrent également que les chenilles soumises au jeûne présentent une prolongation considérable de la période larvaire. On relève des constatations analogues dans le travail de A. PICTET (1906) qui associe, froid et privation de nourriture comme facteurs jouant un rôle essentiel dans la production des diapauses.

Les retards de développement dus à cette cause sont parfois de longue durée. Ainsi Et. RABAUD (1918) a noté des éclosions retardées d'*Urophora macrura* Lw. provenant de la même ponte et vivant dans une même galle, au cours de trois années successives. Dans ce cas, les éclosions échelonnées d'adultes issus de larves vivant en même temps, dans le même milieu, proviendraient d'un apport inégal de matériaux nutritifs à des larves dont la position dans la galle est différente. Les expériences

de H. SING PRUTHI (1925) sur *Tenebrio molitor* et *Pieris brassicae* montrent également que le jeûne entraîne un retard de la métamorphose chez ces espèces, le retard atteint parfois 4 mois. De même E. TITSCHACK (1926) obtient un allongement considérable de la vie de *Tineola biselliella* Hum. dans de mauvaises conditions de nutrition.

La durée possible de la résistance au jeûne varie selon les Insectes et selon leur stade. D'importantes statistiques ont été données par J. P. BAUMBERGER (1914). Les plus grandes longévités notées par cet auteur ont été observées chez les Coléoptères, particulièrement chez ceux des familles des *Curculionidae* et des *Lathridiidae*, ainsi que chez les Lépidoptères de la famille des *Nymphalidae*. L'importance du stade est considérable. Ainsi, pour une même espèce (*L. sericata*), on a vu que la résistance au jeûne est considérable au cours de la période de croissance, et très brève chez l'imago. Lorsque la larve se trouve dans la dernière phase larvaire, le jeûne détermine la nymphose prématurée. Evidemment cette résistance au jeûne est, de plus, en relation directe avec la température.

Quelles que soient les modalités de jeûne imposées à l'Insecte, inanition prolongée ou inanition brève mais répétée, peut-on considérer ce facteur comme susceptible d'entraîner une diapause? Les expériences faites sur *L. sericata* montrent que l'inanition, lorsqu'elle a lieu dans des conditions de milieu optima, n'empêche pas un développement ultérieur normal. Pendant la période d'inanition, en dépit d'un arrêt de croissance ou d'une activité ralentie, l'Insecte ne peut en aucun cas être considéré en diapause. Une preuve évidente que le développement continue malgré le jeûne est donnée par tous les cas où la conséquence d'une privation de nourriture se traduit par l'accélération de l'évolution, c'est-à-dire par la métamorphose prématurée. Ce fait, fort connu, est habituel chez les Muscides : *L. sericata*, p. 75, *Phormia azurea* Fall. (E. ROUBAUD, 1917). Il est également maintes fois signalé pour des Insectes appartenant à tous les ordres. H. SING PRUTHI (1925) a obtenu la nymphose prématurée des larves affamées de *Tenebrio molitor* et de *Pieris brassicae*, lorsque le jeûne survient vers la fin de la croissance. Cet auteur arrive même à cette conclusion, fort discutable, qu'il est inutile à l'Insecte de manger après sa dernière

mue. TCHANG-YUNG TAI (1929) a également obtenu, dans les mêmes conditions, la métamorphose de *Galleria mellonella*. Lorsque la métamorphose n'est pas possible, l'activité physiologique se manifeste, d'une part par la perte de poids de l'Insecte, d'autre part par la multiplication de ses mues, ainsi que l'ont montré G. TEISSIER (1928) pour *Tenebrio molitor* et E. TITSCHACK (1926) pour *Tineola biselliella*. Le nombre normal des mues de cette Teigne peut ainsi s'élever à 40.

Il est inutile de multiplier les exemples car, si les expériences précises sur les relations entre le jeûne et la précocité de la métamorphose sont assez peu abondantes, il est depuis longtemps connu que les Insectes peuvent effectuer leur nymphose, sans avoir atteint leur taille maximum. Les conséquences de cette métamorphose précoce, qu'elles soient caractérisées par des réductions de taille ou par une diminution de la fécondité, sont toujours en relation avec une insuffisance de réserves. En effet, dans ce cas, la larve échappe en quelque sorte au jeûne par sa nymphose prématurée. Celle-ci a une durée voisine de la durée normale (*L. sericata*, p. 75) ou même une durée plus courte (S. KOPECK, 1924). Normalement, il n'y a donc pas de diapause consécutive à l'inanition. Les perturbations n'apparaissent que chez l'imago et ne peuvent, dans la plupart des cas, être attribuées à des altérations organiques dues au jeûne, mais seulement à une absence ou une insuffisance de réserves. La ponte est réduite [DE BOISSEZON (1930), S. KOPECK (1924), J. PANTEL (1910), E. TITSCHACK (1926), etc.].

Dans certains cas, cependant, la possibilité d'une diapause par le jeûne doit être envisagée.

1° Un jeûne prolongé jusqu'au voisinage de la limite de résistance de l'Insecte peut avoir pour conséquence une altération de l'organisme. D'ANCONA (1927) a montré que l'inanition entraîne une atrophie des organes, une diminution de la taille des cellules, accompagnées d'une disparition progressive des substances de réserve et, finalement, d'une altération cellulaire profonde. La mort survient, causée par accumulation progressive de certains produits cataboliques dans les tissus. D'ailleurs, les Insectes, après une période d'inanition, reprennent leur croissance d'une manière souvent anormale. Ainsi, G. TEISSIER (1931) a montré que des larves de *Tenebrio molitor*, sous-alimentées

ou non alimentées et ramenées dans leur milieu nutritif, peuvent croître à nouveau, mais seulement de façon que l'auteur qualifie de « presque normale ». Si la perte de poids a été très importante, l'altération des tissus est sans doute considérable, puisque les larves meurent « quelque soin qu'on en prenne ».

Les expériences faites sur *L. sericata* et *C. erythrocephala* n'ont porté que sur des durées de jeûne très inférieures à la limite de résistance des larves. Cependant, après la fin de leur croissance, ces larves montrent parfois une légère prolongation de la période prénympheale. D'ailleurs la grande facilité avec laquelle ces larves se nymphosent, lors d'une période d'inanition, limite le champ des expériences de cette nature. On peut, en effet, obtenir des adultes dont le poids est de 416 milligrammes pour 100 individus, alors que le poids du même nombre de Mouches issues de larves bien nourries est de 3 grammes environ. Le jeûne, dans ces conditions, n'amène pas d'altérations morphologiques ou physiologiques profondes. Telle est d'ailleurs l'opinion émise par J. JEZIKOV (1925), à la suite de son étude sur les modifications morphologiques entraînées par l'inanition chez quelques Mouches. Les seules variations que l'on puisse observer se traduisent parfois, comme l'ont montré E. SMIRNOV et ZHELOCHOVTSSEV (1927) chez *Drosophila funebris* Fbr. et *Calliphora*, par des réductions des ailes et des altérations de leur nervation.

Il est nécessaire de mentionner que, dans bien des cas, tous ces faits attribués au jeûne ne doivent être acceptés sans réserves, car il faudrait connaître d'une manière exacte l'état du milieu pendant et après l'inanition.

Des facteurs externes, température et sécheresse, entraînent, en effet, souvent, même chez des individus bien nourris, des modifications morphologiques ou des perturbations dans le développement, semblables à celles qui viennent d'être signalées dans ce paragraphe.

2° La sous-alimentation peut être, de plus, une cause indirecte de diapause. Après le jeûne, l'organisme débilité est beaucoup plus sensible aux fluctuations du milieu que l'organisme normal. Ainsi, des variations extérieures qui ne déterminent pas d'arrêt de développement sensible chez des Insectes

bien nourris entraînent, parfois, une diapause chez ceux qui ont absorbé une quantité de nourriture insuffisante. Ce fait a été observé très fréquemment dans les élevages de *L. sericata*.

Alimentation défectueuse. — 1° La qualité des aliments absorbés a une influence considérable sur la durée du cycle de l'Insecte et sa mise en diapause.

Des arrêts de développement, dus à l'action de substances chimiques nuisibles contenues dans le milieu et absorbées par l'Insecte, ont été étudiées par E. ROUBAUD (1929). Au cours de ses recherches sur le cycle et la biologie de l'*Aedes argenteus* Poiret, il a remarqué que des larves élevées dans un milieu aquatique contenant en permanence les produits habituels d'excrétion de l'Insecte (carbonate d'ammoniaque, carbonate de chaux, guanine, ou tout autre substance azotée de désassimilation) subissent une inhibition de la nymphose et un ralentissement de l'activité. Ces larves arrivent, à la longue, à se nymphoser. L'adulte femelle issu de ces larves présente un ralentissement dans la maturation des ovaires. Sans s'arrêter ici aux considérations de l'auteur sur les « diapauses primaires » et sur les « diapauses secondaires » des Aédines, on doit souligner, une fois de plus, l'influence capitale et déterminante du milieu dans la production des retards ou arrêts de l'évolution.

Des résultats analogues ont été obtenus avec *L. sericata*. Lorsque cette espèce est maintenue, au cours de sa croissance, dans un milieu nutritif fait de matières très décomposées et insuffisamment renouvelées, non seulement on constate une croissance précaire et beaucoup plus lente que ne le comporte la température d'élevage (p. 138), mais les larves présentent généralement, au cours de la période prénymphale, une diapause de durée variable.

Le fait est plus net encore avec *Mormoniella vitripennis*. Comme il a été dit précédemment, normalement nourri, ce Chalcidien donne des générations qui se succèdent d'une manière parfaitement régulière. Dès que les larves vivent dans des conditions d'alimentation défectueuses, elles arrivent à se développer jusqu'à leur dernier stade larvaire, mais persistent ensuite en diapause pendant plusieurs mois, parfois plusieurs

années. Cette diapause est en relation avec une stase digestive. Les larves n'éliminent pas leurs déchets (p. 240).

Les variations de régime entraînent évidemment des variations correspondantes dans le métabolisme. Ainsi, D. FINK (1923), en mesurant l'activité du métabolisme de *Leptinotarsa decemlineata*, a remarqué que la consommation d'oxygène est moindre lorsque l'Insecte mange des fruits de la pomme de terre, que lorsqu'il mange des feuilles, et que le quotient respiratoire est très bas chez les animaux mal nourris.

Par ailleurs, il est fort possible qu'une alimentation défectueuse détermine un empoisonnement progressif de l'Insecte, dont l'entrée en diapause serait la conséquence. C'est à une cause de cet ordre que F. PICARD (1926) attribue l'arrêt d'activité de *Haltica ampelophaga* Guer. La torpeur de l'*Haltica* se produit à la même époque pour tous les individus, quel que soit l'état de leur évolution. Trois générations différentes peuvent entrer en torpeur en même temps. Comme la température ne doit être prise en considération dans le déterminisme de cette diapause, F. PICARD est amené à en attribuer l'origine au changement probable de la composition chimique de la feuille dont se nourrit l'Insecte.

On peut donc envisager cette intoxication, soit comme le résultat de l'ingestion progressive de substances nuisibles variées, soit comme le résultat d'une accumulation dans le milieu intérieur des toxines habituelles résultant du fonctionnement de l'organisme. Dans un cas comme dans l'autre, l'origine d'un tel état physiologique est en relation directe ou indirecte, avec un séjour dans de mauvaises conditions d'existence.

Milieux toxiques et asphyxiques. — L'inhalation de gaz toxiques a également une influence dans le déterminisme de certaines diapauses. Mais de telles conditions de milieu sont surtout expérimentales et rarement réalisées dans les conditions naturelles. D'ailleurs, si par hasard un Insecte séjourne peu de temps dans un semblable milieu, souvent les stigmates se ferment ⁽¹⁾ et l'animal vit momentanément dans des conditions asphyxiques.

(1) Il n'en est pas toujours ainsi. L'Insecte peut ne pas avoir de réaction lorsque les gaz toxiques sont à l'état de traces. Il peut ne plus avoir de réactions

Par contre, il est fréquent, que dans la nature, les Insectes, en raison de leur habitat ou du jeu de leurs tropismes, soient amenés à séjourner dans des milieux confinés ou dans des interstices si étroits que le jeu des muscles qui assure le fonctionnement respiratoire soit empêché ou restreint.

L'expérimentation a montré (p. 97) que les larves de *L. sericata*, dans de semblables conditions asphyxiques, peuvent vivre en diapause pendant très longtemps, même à des températures élevées, si les conditions hygrométriques du milieu ne sont pas excessives dans un sens ou dans l'autre. Cette inhibition de la métamorphose est constante et contraire à la théorie asphyxique de la métamorphose émise par E. BATAILLON (1892, 1893).

Les troubles causés par l'asphyxie chez les Insectes ont été étudiés par divers auteurs et mis en évidence, soit par des mesures de pH du milieu intérieur, soit par des mesures comparatives du métabolisme avant et après une période d'asphyxie.

Un récent travail de J. BODINE (1925), sur le métabolisme des Insectes, montre que le pH baisse nettement, lorsque les tissus manquent d'oxygène. De plus, un travail de W. EPSTEIN (1930) sur *Serica mori* L. donne également des indications sur les fluctuations du pH au cours du développement des chenilles. Or, précisément, le pH présente un maximum avant la nymphose, c'est-à-dire au moment où l'intensité respiratoire augmente; le pH décroît seulement, lorsque la chrysalide se forme et au cours des premières phases de la métamorphose, c'est-à-dire lorsque l'activité respiratoire diminue progressivement.

Si on rapproche les résultats de ces deux auteurs, on voit, d'une part que, normalement, avant la métamorphose, le pH augmente (W. EPSTEIN) et d'autre part que celui-ci diminue au cours d'une période de moindre oxydation des tissus (J. BODINE).

Lorsqu'un Insecte, au cours de sa période prénymphale, séjourne dans un milieu asphyxique, il acquiert donc un pH peu élevé, c'est-à-dire une réaction qui est opposée à celle qui

lorsque le séjour dans l'atmosphère toxique se prolonge. Dans de semblables conditions, les modalités de réactions sont diverses selon les espèces.

caractérise la préparation aux phénomènes de métamorphose.

En ce qui concerne les variations du métabolisme, R. DEMOLL (1926) a montré que, chez le Hanneton, une légère surcharge de gaz carbonique dans l'atmosphère active le rythme respiratoire, mais que cette phase d'excitation est rapidement suivie d'une phase de dépression.

Parmi les études susceptibles d'aider à interpréter certains arrêts de développement causés par la diminution des échanges, une des plus intéressantes est donnée par J. DEWITZ (1924). Cet auteur a étudié la métamorphose de diverses larves, en particulier celle de *Calliphora erythrocephala*. Comme la métamorphose s'accompagne de la production d'une grande quantité de pigments mélaniques, dont l'élaboration serait liée à l'oxydation d'un chromogène par une diastase (thyrosinase), J. DEWITZ estime que tous les facteurs qui inhibent l'oxydation diastasique inhibent parallèlement la métamorphose.

Ainsi, les mesures de pH , et surtout celles de métabolisme respiratoire, montrent que la diminution progressive des échanges, observée dans des atmosphères qui contiennent en particulier du gaz carbonique, pourrait entraîner la persistance au stade larvaire : la diapause.

Si, au lieu de supporter une asphyxie progressive, l'Insecte est totalement privé d'air pendant peu de temps, la mesure des échanges présente un intérêt différent. J. BODINE (1928), après avoir submergé des Orthoptères pendant 2 heures dans de l'eau, a noté un accroissement dans la consommation d'oxygène, à la suite de cette suppression totale des phénomènes respiratoires. Cette expérience confirme, une fois de plus, le fait bien connu que les Insectes résistent longtemps à l'asphyxie, mais elle met surtout en évidence un phénomène analogue à celui qui est déterminé par un choc thermique, c'est-à-dire une reprise active du métabolisme. Donc il serait peut-être possible d'utiliser parfois l'asphyxie momentanée comme agent réactivant du développement.

Au contraire, après un séjour prolongé dans une atmosphère nuisible, il est rare de noter une reprise immédiate ou normale du métabolisme. Dans ce cas, tous les agents excitants habituels favorisent l'installation plus ou moins rapide de la vie active et la poursuite du développement.

Rupture d'une diapause provoquée par une alimentation défectueuse ou un séjour dans un milieu toxique. — La diapause causée par des perturbations dans la fonction digestive, ou par une intoxication due à un régime défectueux, est extrêmement difficile à rompre. Des chocs thermiques répétés, dans un milieu plus ou moins hydraté, amènent parfois la reprise du développement par leur action accélératrice momentanée sur le métabolisme (*L. sericata*, p. 159, *M. vitripennis*, p. 240).

Dans la majorité des cas, les facteurs externes ne peuvent avoir une action immédiate sur la reprise de l'activité.

Si l'Insecte se trouve en diapause à la suite de l'action d'un milieu toxique, les poisons qui se fixent dans le protoplasme déterminent un vieillissement prématuré des cellules, une sorte de dégénérescence qui se traduit parfois, lorsque le développement reprend, par la formation d'individus anormaux. Ainsi L. MERCIER (1929) a obtenu des adultes de *Calliphora erythrocephala* anormaux en intoxiquant les pupes avec de la naphthaline. Lorsque les tissus de l'Insecte sont ainsi altérés, il est certain que l'élimination des toxines, si elle est possible, ne s'effectue que d'une manière progressive, en dépit de l'action d'agents extérieurs divers.

VII

Répercussions des états anormaux des parents sur la descendance.

On a vu que chaque facteur du milieu détermine un ou des états physiologiques spéciaux dont les caractéristiques sont en relation avec la nature du facteur agissant, avec l'espèce d'Insecte envisagée et avec le stade du développement. De ces états physiologiques résulte un ralentissement ou un arrêt de l'activité et du développement, dont la durée correspond aux limites de l'action extérieure défavorable, ou dépasse ces limites et se manifeste non seulement chez l'individu, mais chez sa descendance.

En effet, comme l'a montré l'expérimentation, la débilité des parents peut jouer un rôle important dans les réactions de la génération suivante (*L. sericata*, p. 54).

Une santé précaire des ascendants, déterminée par de mauvaises conditions de milieu, entraîne la procréation d'œufs fragiles dont l'évolution est difficile. Dans ce cas on obtient la mort au cours du développement embryonnaire, ou la formation d'embryons chétifs dont l'éclosion naturelle est souvent impossible. Quand l'éclosion a lieu, on obtient des larves peu résistantes qui pourront avoir une évolution anormale en ce sens qu'elles se montreront beaucoup plus sensibles que les larves normales aux moindres fluctuations du milieu. Chez *Drosophila ampelophila* on observe des phénomènes analogues (E. GUYÉNOT, 1917).

Je n'ajouterai qu'un exemple, car il a un rapport direct avec les phénomènes de diapause (K. W. BABCOCK, 1927).

Des larves hivernantes de la Pyrale du maïs, les unes appartenant à la race univoltine, les autres appartenant à la deuxième génération de la race bivoltine, ont été placées dans diverses conditions de milieu pendant le cours de leur diapause.

Chez celles qui ont été exposées à la sécheresse, BABCOCK a remarqué, non seulement une persistance plus longue de la phase de torpeur, mais également des répercussions sur le cycle de la descendance. Ainsi, la descendance des Pyrales qui ont effectué leur diapause dans un milieu « normal » présente seulement 14 0/0 de larves univoltines, c'est-à-dire de larves qui passeront par une phase de diapause. La descendance des Pyrales qui ont passé leur diapause dans un milieu froid et sec présente, au contraire, 37 0/0 de ces larves univoltines, et le taux s'élève à 72 0/0, lorsque la diapause des ascendants s'est effectuée dans un milieu chaud et sec.

Ces chiffres mettent clairement en évidence les répercussions d'une augmentation progressive de la sécheresse subie par les ascendants sur la marche du développement des descendants immédiats. Ceux-ci présentent un nombre de plus en plus réduit de Pyrales bivoltines, c'est-à-dire dont la première génération se développe régulièrement sans diapause, de l'œuf à l'imago.

Il est certain que les larves issues des ascendants qui ont

subi la sécheresse et celles qui sont issues d'ascendants demeurés dans un milieu favorable peuvent être placées dans les mêmes conditions de milieu et avoir une évolution différente. Si on se contente d'étudier ces divers représentants d'une seule génération, on est fatalement entraîné à considérer les divers types d'évolution de ces larves comme totalement indépendants des facteurs externes. Une étude, suivie sur plusieurs générations, ainsi que l'a fait K. W. BABCOCK, montre, au contraire, l'action éloignée mais évidente du milieu dans le déterminisme du phénomène.

Dans ces conditions, comment l'étude de la diapause est-elle possible si on se borne à expérimenter sur des Insectes recueillis dans la nature, ou à faire des observations dans le milieu extérieur ? En effet, ces Insectes ou leurs ascendants ont pu être soumis à des actions défavorables complexes, multiples, origine proche ou lointaine d'une diapause, que l'analyse immédiate et la plus minutieuse du milieu extérieur ne saurait déceler d'une manière exacte. Seules, des conditions expérimentales très précises, portant sur un grand nombre de générations successives, mettent en évidence le rôle de chaque facteur particulier ou de l'association de ces facteurs, sur une espèce déterminée. Alors seulement, il est possible, d'une part, de comparer les résultats obtenus avec les faits observés dans la nature, d'autre part, d'interpréter les réactions diverses de l'Insecte dans les conditions naturelles.

Toute la discordance des données concernant la question de la diapause, et toutes les contradictions des auteurs, doivent provenir de ces observations limitées et des essais d'interprétation après analyse inévitablement insuffisante.

Même dans les cas les plus courants, dire qu'un Insecte hiverne ou estive ne doit pas forcément impliquer que sa diapause est exclusivement déterminée par le froid, la sécheresse ou la chaleur. Dans ces conditions, on est amené à chercher une rupture de la diapause par l'action de facteurs qui, souvent, au lieu de conduire à une réactivation du développement, aggrave encore l'état de torpeur.

Diapause et hérédité de son rythme. — Un fait a été noté dans divers travaux et rend encore plus délicate l'analyse des

relations entre le développement d'un Insecte et les conditions du milieu. Ce fait est l'hérédité de la diapause, il demanderait à être étudié sur un grand nombre d'espèces.

Certains auteurs, K. W. BABCOCK (1927), M. DECOPPET (1920), J. HELLER (1926), A. PICTET (1905, 1913), sous des formes diverses, ont émis l'hypothèse que le cycle d'un Insecte est plus ou moins fixe et qu'il apparaît comme un phénomène rythmique, indépendamment des conditions du milieu, au moins pendant quelques générations.

Par exemple, pour M. DECOPPET, deux races de Hanneton existeraient, ayant chacune son cycle fixe, invariable, de 3 ans pour l'une, de 4 ans pour l'autre. Ces rythmes seraient parfaitement indépendants des fluctuations extérieures.

Quant à J. HELLER, ses études sur *Deilephila euphorbiæ* L. l'ont conduit à envisager, pour la chenille, deux races physiologiques, correspondant à deux modalités de développement : un développement continu, et un développement avec une diapause. Ces deux modalités de développement seraient stables et auraient des caractéristiques héritées comme un facteur mendélien.

De son côté, A. PICTET, voit également dans les arrêts de développement, un phénomène rythmique héréditairement acquis. Pour cet auteur, la diapause s'établit à une période déterminée de l'ontogénie, indépendamment des conditions de température et de nourriture. A l'appui de cette hypothèse, PICTET donne de nombreux exemples. *Lasiocampa quercus* L., qui hiberne à la mue d'automne, *Porthesia chrysorrhœa* L., *Arctia caja*, seraient des espèces dont la marche du développement, d'apparence héréditaire, serait indépendante des saisons. Il est inutile de rapporter les faits donnés par cet auteur : sa démonstration de l'hérédité du rythme de l'évolution se borne souvent à une affirmation qui, même étayée par une expérimentation, demeure sujette à caution. Les conditions expérimentales mises en jeu dans ces travaux sont établies de telle manière qu'elles amènent souvent l'auteur à se contredire. C'est ainsi qu'on lit (1905, p. 48) : « l'expérimentateur arrive, parfois, à être plus puissant que les phénomènes qui, d'ordinaire, régissent ces arrêts momentanés de développement larvaire et peut déterminer le réveil des chenilles à une époque bien antérieure à l'époque normale ».

Pour *L. quercus*, alors que les expériences tendent à prouver que l'hivernage suit un cycle déterminé en dépit de l'intervention expérimentale, A. PICTET signale que divers entomologistes élèvent un grand nombre de ces chenilles en chambre chaude pendant l'hiver et obtiennent constamment des chenilles sans arrêt de développement. D'ailleurs, dans un travail ultérieur (1913), ce même auteur montre qu'au bout de 6 générations élevées à 22° C., le rythme de diapause disparaît, à la suite d'une diminution progressive, de génération en génération, du nombre des individus hibernants. Il en est de même pour *Dendrolimus pini*, où la « coutume » ontogénétique a été diminuée par une première expérience, puis transmise par hérédité, puis renforcée par une expérience semblable à la première agissant pour la seconde fois.

Cependant, de la confusion des faits nombreux apportés par les abondants travaux de A. PICTET, se dégagent deux notions essentielles que l'auteur n'a pas toujours reliées entre elles.

1° Certaines espèces d'Insectes ont un type de développement comportant une diapause qui semble indépendante des facteurs du milieu.

2° Ces mêmes espèces, maintenues pendant plusieurs générations dans des conditions de milieu favorables et constantes, finissent peu à peu par acquérir un rythme de développement différent du type originel. La diapause est de moindre durée, ou disparaît progressivement.

L'étude la plus précise et la mieux conduite sur l'hérédité possible d'un rythme dans le cycle des Insectes a été faite par K. W. BABCOCK (1927). Le matériel expérimental utilisé par cet auteur a été *Pyrausta nubilalis*. Cette espèce a été suivie dans diverses conditions de milieu pendant 2 ou 3 générations. K. W. BABCOCK estime que, dans les conditions naturelles, après une action réitérée des conditions de milieu caractéristiques d'un habitat déterminé, la Pyrale acquiert une certaine modalité de développement, qui n'est pas immédiatement perdue quand l'animal est transporté dans de nouvelles conditions. « After continued impress by anormal climate, the Insect develops a rather stable response to this rythm which

is not immediately lost when the impress originally producing it is removed, nor is it visibly altered in every case during short periods of climatic fluctuation ».

L'auteur insiste d'ailleurs, en plusieurs points de son travail, sur cette absence de réponse immédiate de l'Insecte aux fluctuations du milieu. Il se base, non seulement sur ses résultats expérimentaux, mais sur des données obtenues à la suite d'observations dans les conditions naturelles. Ces faits lui permettent de supposer que, lors de l'invasion de la Pyrale dans un nouveau district, le rythme des générations annuelles correspond généralement, non pas à ce qu'il devrait être pour le nouveau climat, mais aux habitudes originelles des Pyrales dont elles descendent.

K. W. BABCOCK fait cependant une grande part à l'action du milieu. En effet, le rythme héréditaire chez *P. nubilalis*, comme chez les Lépidoptères étudiés par A. PICTET, se modifie peu à peu sous l'influence répétée de conditions extérieures, différentes de celles qui ont occasionné le rythme originel.

En effet, que ce soit sur le matériel expérimental ou sur les Insectes libres, on observe progressivement, dans la suite d'un petit nombre de générations, une modification du type de développement qui arrive à correspondre exactement aux nouvelles conditions de milieu.

Comme justification de son point de vue, en ce qui concerne l'acquisition d'un nouveau rythme, K. BABCOCK invoque la loi de JENNINGS (1904), déjà implicite dans LAMARCK, qui tend à montrer que la transformation d'un état physiologique en un autre est d'autant plus facile et plus rapide, que les causes qui déterminent la modification se répètent plusieurs fois. De plus, il rapproche le maintien temporaire du rythme de la Pyrale, des expériences fort connues de E. BORDAGE (1910) sur la caducité ou la persistance du feuillage des Pêchers transplantés à l'île de la Réunion. Le rythme originel de la chute annuelle des feuilles se maintient pendant quelques années, et ce n'est qu'après une vingtaine d'années que la subpersistance est acquise.

En limitant les comparaisons aux cas de persistance de phénomènes rythmiques individuels (et non à ceux de la lignée comme ce serait le cas de la Pyrale), on peut citer l'exemple

classique des *Convolvata roscoffensis*, étudié pour la première fois par GAMBLE et KEEBLE (1903) et par G. BOHN (1903), puis par H. PIÉRON (1908). Les *Convolvata* transplantées en aquarium gardent, en effet, pendant quelques jours leur rythme biquotidien de montée et de descente correspondant au rythme des marées.

Il est évident que si, dans bien des cas, des phénomènes héréditaires de cet ordre se produisent, il est fort malaisé de juger des phénomènes de diapause et de leur déterminisme sur une seule génération, ou, à plus forte raison, sur des exemplaires recueillis dans leur habitat naturel, au cours de leur développement. Egalement, la rupture immédiate d'une telle diapause doit être extrêmement difficile ou peut-être impossible.

Pour toutes les raisons énumérées dans ce chapitre, on comprendra comment les auteurs qui se sont attachés à l'étude de l'hibernation, sans faire d'élevages suivis, ont été souvent amenés à voir dans ces arrêts de développement, un caractère indépendant des facteurs du milieu, inévitable et immuable du cycle d'un Insecte.

Pourtant, même en tenant compte des possibilités d'une hérédité temporaire du rythme de la diapause, il est impossible de ne pas être frappé par le résultat final des expériences. A. PICTET, après avoir mis en évidence l'existence d'un rythme héréditaire de l'hibernation chez *Lasiocampa quercus*, obtient un développement continu de l'espèce au bout de 6 générations. K. W. BABCOCK, après l'observation de quelques générations de la Pyrale, obtient une modification du rythme du développement. Ce résultat n'empêche pourtant pas l'auteur d'émettre cette conclusion d'apparence contradictoire : que la période de sommeil est inhérente à l'espèce, mais qu'elle est modifiée par les conditions de milieu ; — que ce sont les conditions de milieu qui créent les caractères particuliers des divers cycles saisonniers de l'Insecte.

Tout le travail de K. W. BABCOCK fait ressortir, à chaque ligne, qu'il le veuille ou non, l'effet du milieu extérieur sur le développement. Il est curieux, qu'instruit par les résultats de ses expériences, l'auteur songe à attribuer à la diapause un rôle essentiel pour le « bien-être général de l'espèce ». « The inter-

vention of a dormant or « rest » period is essential for the general welfare of the species ». Il est possible, en effet, que l'Insecte, après avoir vécu dans certaines conditions défavorables (et elles le sont souvent dans la nature), entre en diapause, conséquence nécessaire, inévitable de l'action nuisible du milieu, subie au cours des générations ou des stades antérieurs. Mais cela ne veut pas dire que la diapause soit, en toutes conditions, nécessaire et inévitable, car elle n'est ni l'un, ni l'autre.

Sans doute, K. W. BABCOCK est arrivé à modifier un rythme bisannuel après plusieurs générations et à en obtenir un autre, annuel, qui comporte une diapause à chaque génération. Le fait semble seulement indiquer que cet expérimentateur a orienté son travail du côté économique et n'a pas réalisé le milieu optimum, nécessaire à l'évolution régulière de la Pyrale. Il est d'ailleurs certain que, pour un grand nombre d'Insectes, la réalisation expérimentale d'un tel milieu, en raison des régimes variés des espèces, présente des difficultés presque insurmontables; c'est cependant la recherche de ces conditions qui doit constituer la première étape, indispensable, pour tout travail sur la diapause; on ne saurait assez insister sur ce point. Evidemment, en faisant agir les facteurs extérieurs sur un Insecte qui n'a pas été élevé dans un milieu optimum, on obtient souvent des résultats intéressants. Mais ces résultats, expression de l'influence des facteurs mis en jeu par l'expérimentation, sur un organisme déjà modifié par des conditions antérieures défavorables, ne doivent être interprétés que sous réserves et ne peuvent pas, en tous cas, être généralisés.

Sans doute, pour établir ces conditions optima, on est toujours tenté de chercher à combiner un milieu aussi voisin que possible des conditions naturelles. L'observation dans la nature est, évidemment, le point de départ indispensable pour tracer les grandes lignes des conditions d'élevage, particulièrement de régime. Mais, c'est pure erreur que chercher à reconstituer strictement ces conditions naturelles. Leurs fluctuations sont généralement plus préjudiciables qu'utiles à l'Insecte.

C'est seulement après avoir établi l'ensemble de ces conditions optima pour *L. sericata*, espèce étudiée et définie comme « Hété-

rodynome », c'est-à-dire à manifestation d'arrêt héréditaire ⁽¹⁾ cyclique, par E. ROUBAUD, qu'il a été possible de montrer :

1° Que l'arrêt dans le développement n'est ni héréditaire ni cyclique, ni rythmique, ni obligatoire.

2° Que toute diapause est en dépendance étroite avec les conditions du milieu.

Il pourrait sembler inutile d'insister davantage sur cette nécessité d'avoir des élevages témoins dans des conditions optima, pour faire une étude expérimentale de la diapause des espèces qui se montrent « hétérodynames » dans la nature. Mais E. ROUBAUD, dont les nombreuses publications des dix dernières années portent presque exclusivement sur cette question, a omis cette précaution de base indispensable à l'étude du phénomène. En dehors de notes de détails, cet auteur a donné deux travaux importants sur le sujet. L'un concerne le développement de divers Muscides dont *L. sericata* et *Mydxa platyptera* Zett. L'autre concerne le développement de *Aedes argenteus* Poiret, moustique de la fièvre jaune.

Dans le premier travail on ne relève nulle part cet essai de recherche des conditions optima du développement. Je n'insisterai pas ici sur *M. platyptera*, dont l'auteur a obtenu, en captivité et dans des conditions mal définies, deux générations issues de « larves hivernantes ayant subi l'action du froid dans les conditions naturelles » (1922, p. 492-93). On constate que la théorie de l'intoxication héréditaire cyclique est basée, en ce qui concerne *L. sericata*, sur 10 expériences, dont 9 portent chacune sur un seul individu et 1 sur 2 individus (p. 464-465). Je n'insisterais pas sur ce détail si cet auteur, longtemps après la publication de ce premier travail et après avoir pu utiliser, bien qu'il omette de les citer, les indications d'élevage fournies en 1929 par mes notes sur *L. sericata*, n'avait maintenu « dans leurs traits généraux » ses conceptions anciennes sur la diapause de cette espèce, dans une note parue en juillet 1931. E. ROUBAUD

(1) E. ROUBAUD ne conçoit pas l'hérédité de la diapause à la manière de K. W. BABCOCK ou A. PICTET. Pour cet auteur, la diapause ; dans des conditions favorables, n'est pas l'expression de la persistance d'un rythme inscrit depuis un temps indéfini dans les lignées, mais le résultat d'une intoxication de l'insecte : intoxication issue d'une surcharge de substances de déchets résultant du métabolisme normal et accumulée au cours des générations successives.

a pu obtenir des « milliers d'individus de cette mouche en générations successives de lignées diverses, toutes élevées dans les mêmes conditions depuis plus d'un an » et cela grâce à « la facilité avec laquelle l'élevage de *L. sericata* peut être réalisé au laboratoire » (p. 205). Il est regrettable, qu'en dépit d'une telle facilité d'élevage, E. ROUBAUD ait basé ses conceptions initiales sur un si petit nombre d'individus.

Quant au deuxième travail de E. ROUBAUD (1929) sur *Aedes argenteus*, je n'ai pu y relever aucune indication d'élevages continus dans des conditions optima, susceptibles de mettre en parallèle, comme témoins, des individus sains, à côté de ceux qui servent à l'expérimentation. Tout ce travail, en dépit du nombre et de la diversité des expériences, ramène inévitablement E. ROUBAUD à son interprétation habituelle.

CHAPITRE II

THÉORIES ÉMISES SUR LA DIAPAUSE

Si les exemples de diapause : de l'œuf, de la larve, de la puppe ou de l'adulte abondent, si une explication particulière est généralement donnée pour chaque cas spécial, il existe peu de théories systématiques sur le phénomène.

1° Pour certains auteurs, la diapause est l'expression d'un rythme héréditaire plus ou moins indépendant du milieu [M. DECOPPET (1920), J. HELLER (1926), A. PICTET (1903-1913)] et résultant ou non d'une sélection naturelle. Les individus sans diapause se trouveraient progressivement éliminés parce que non adaptés aux conditions climatiques (A. PICTET).

2° D'autres auteurs, dont K. W. BABCOCK (1927), B. P. UVAROV (1928, 1929) attribuent la diapause à des causes variées, en relation directe ou indirecte avec le milieu, compliquées par les manifestations d'un rythme de développement acquis par l'espèce. De son côté, F. PICARD (1913, 1926) incline à voir, dans la diapause, une réaction de l'Insecte en relation constante avec l'influence des facteurs externes.

3° Des études histologiques, ainsi que des études de chimie biologique, ont parfois, et pour certains cas, amené divers auteurs à interpréter les arrêts de développement comme étant liés à un arrêt dans l'évolution des gonades (H. L. PARKER et W. R. THOMPSON (1927), ou à un état particulier du milieu intérieur : V. E. SHELFORD (1927), C. S. SPOONER (1927), M. T. TOWNSEND (1926).

4° Une autre interprétation consiste à voir dans la diapause le résultat d'une accumulation de substances de déchets dans les tissus ou dans le système excréteur de l'Insecte [J. BAUMBERGER (1914), L. WESINGER (1921), E. ROUBAUD (1922-1931), K. SAJO (1896)].

Il est très difficile de préciser ainsi, en quelques mots, les opinions diverses des auteurs. Que les travaux entomologiques soient d'ordre physiologique ou biologique, la diapause y est généralement traitée de façon incidente. On ne peut que craindre de déformer l'opinion d'un auteur en lui attribuant une conception déterminée sur le phénomène. Tout ce qu'il est permis de noter, est que le plus grand nombre des travaux entomologiques, qui signalent l'intérêt du problème ou ébauchent son étude, oscillent diversement entre la série des interprétations précédentes. Je ne m'arrêterai ici, que sur les travaux de quelques auteurs qui ont cherché à donner une explication précise de la diapause.

H. PARKER et W. THOMPSON (1927) ont mis en évidence un état physiologique et un aspect morphologique spéciaux, en relation avec la diapause. Les minutieuses recherches histologiques de ces auteurs ont porté sur *Pyrausta nubilalis* Hübn. Elles ont montré que l'évolution des gonades des Chenilles mâles subit un retard important, dans les lots de chenilles qui entrent en diapause. Par la suite, le développement de ces gonades s'achève au cours de la période de repos. Lorsque ce développement est terminé, la larve reprend sa vie active et son évolution. Ces investigations histologiques, accompagnées de statistiques, permettent à ces auteurs de prévoir approximativement le temps qui marquera la fin de l'hibernation.

On sait que la Pyrale du maïs présente, selon sa répartition géographique, deux types de développement. Un de ces types comporte une génération annuelle, avec diapause larvaire. L'autre type comporte deux générations, la première se développant sans arrêt, la deuxième présentant une diapause larvaire. Or, l'étude des larves qui ne présentent pas de diapause montre que l'évolution des gonades mâles est constante et rapide. Elle s'effectue pendant toute la période de croissance de la chenille. A chaque étape de la vie larvaire correspond un développement défini des organes génitaux. Pour les Pyrales à une seule génération annuelle, ou pour celles de la deuxième génération des localités à deux générations annuelles, c'est à-dire pour les Chenilles qui présenteront une diapause, tout se passe comme s'il y avait disharmonie entre le développement de la partie somatique de la larve et le développement

de ses gonades. Ainsi, lorsque cette larve a effectué sa dernière mue et atteint son maximum de croissance, ses testicules correspondent à ceux d'une jeune larve à développement normal.

Ce serait, sans nul doute, mal poser la question de la diapause que de chercher son déterminisme exclusif ou immédiat dans un état particulier des organes génitaux. Les facteurs climatiques se trouvent, selon toute probabilité, à la base de la production des deux types de développement. Les conditions extérieures qui rendent inévitable l'entrée en diapause de la larve, doivent agir sur elle à un stade très jeune. L'action de ces facteurs doit déterminer, dès le début de la croissance, un déséquilibre physiologique de la larve. Vraisemblablement, ce déséquilibre se traduit, en partie, par une inhibition de développement des gonades. Le retard dans l'évolution des organes génitaux ne semble pas être une cause, ce retard et la diapause sont plutôt deux manifestations associées et consécutives des mêmes actions initiales défavorables. De plus, on ne saurait généraliser et voir dans un état des gonades la cause des arrêts de développement.

Ainsi des coupes de *L. sericata* montrent des gonades semblables, chez les larves qui ont effectué leur croissance dans un milieu optimum et chez celles qui se sont développées dans un milieu sec. Ces dernières seraient cependant entrées en diapause au stade prénymphal, ainsi que l'ont confirmé des larves témoins.

Certains auteurs ont étudié les relations entre la quantité plus ou moins grande d'enzymes dans les tissus et la diapause : V. E. SHELFORD (1927), C. S. SPOONER (1927) et M. T. TOWNSEND (1926).

Une note récente de C. SPOONER sur l'hibernation de la Pyrale des pommes montre que les larves de cette espèce contiennent une grande quantité d'une « catalase » (dosée par la quantité d'oxygène qui se dégage à la suite de l'action de l'eau oxygénée sur un poids déterminé de larves pilées). Cette quantité de « catalase », pour un même poids de larves, varie considérablement selon l'état des individus utilisés pour les dosages. La richesse « en catalase » est en relation directe avec la santé des chenilles. Plus celles-ci sont vigoureuses,

plus la quantité de « catalase » augmente. Les chenilles en diapause, au contraire, sont caractérisées par une moindre quantité de cette « catalase ». Les dosages effectués mettent en outre, en relief, une augmentation progressive de la réaction au cours de la rupture de la diapause.

Un travail de M. T. TOWNSEND, antérieur au précédent et relatif au même Insecte, explique la sortie de la diapause par la présence d'une enzyme autolytique. Cette enzyme aurait son optimum d'action vers 10° C. De plus, pour renouveler l'action de l'enzyme, la présence d'eau serait nécessaire. Le séjour à une température relativement basse, dans un milieu humide, favoriserait ainsi une reprise des processus métaboliques lors de l'élévation de la température. Quoique suggestives, des études de cette nature demanderaient à être faites avec des méthodes physiologiques très rigoureuses. Ces études aideraient à connaître les états successifs du milieu intérieur de l'Insecte aux diverses phases de son évolution, dans diverses conditions de milieu. Mais, pas plus que l'état des gonades d'une Pyrale hibernante, par exemple, ou que le taux réduit de la consommation d'oxygène, ou la déshydratation du corps gras d'une *Lucilia* en diapause, la teneur des tissus en « catalase » ne saurait, par elle-même, expliquer la cause de la diapause. Ces expressions de divers états physiologiques, caractérisent l'arrêt de développement, dont les causes restent à déterminer.

Une autre interprétation sur les causes d'arrêt de développement liée aux conditions d'alimentation a été suggérée par J. BAUMBERGER (1914). Cet auteur, à la suite d'observations sur *Carpocapsa pomonella* L., considère que cette espèce, après une période de suralimentation, emmagasine dans son cytoplasme des substances inactives qui diminuent la perméabilité cellulaire et entraînent ainsi une sénescence précoce des tissus, accompagnée d'un abaissement de la vitesse des processus métaboliques — d'où résulte l'hibernation de l'Insecte.

De plus, comme les conditions thermiques de l'hibernation favorisent la déshydratation des tissus, elles favoriseraient également, d'après J. BAUMBERGER, la précipitation de ces substances, et amèneraient ainsi une sorte de rajeunissement de

l'organisme. A la suite de ce rajeunissement, l'Insecte reprendrait son évolution lors d'une augmentation de la température.

J. BAUMBERGER attribue donc la diapause à une sorte de sénilité précoce de l'organisme. De son côté, L. WESINGER (1921) envisage la diapause des Culicides comme déterminée par une surcharge graisseuse dans les cellules.

Voisine des hypothèses de BAUMBERGER et de WESINGER, mais cependant en bien des points différente, est celle qui consiste à voir dans ces arrêts de développement la marque d'une intoxication, soit intoxication de l'individu, soit intoxication progressive d'une lignée.

Cette hypothèse a été émise à la fin du siècle dernier par K. SAJO (1896) qui interprète le sommeil estival de la Chrysomèle *Entomoscelis adonidis*, comme le résultat de l'accumulation de substances toxiques qui provoqueraient une sorte de narcotisation de l'Insecte qui tomberait en torpeur. Il est juste de citer cet auteur, quoique sa manière de voir ne soit étayée par aucune mesure précise, parce qu'il est le premier à avoir envisagé la diapause estivale comme l'expression d'une sorte d'empoisonnement : « Wenn es gerade während der heizesten Monate, wo doch vorauszusetzen wäre, dass die Tätigkeit der Insekten ohne Ausnahme ihren Gipfelpunkt erreichen müsse, eine so lange Periode der vollkommenen Unbeweglichkeit eintritt — in einem Glase, dessen innere Temperatur Monate hindurch 26-29° C. betrug, — und wenn wir anderseits sehen, dass das rege Leben erst während der kühleren Herbst Monate wieder erwacht, so drängt sich uns beinahe unwillkürlich der Gedanke an die inneren narkotischen und erregenden Gifte des Organismus auf » (p. 88). A la suite de quoi, K. SAJO invoque une théorie sur le sommeil. Celui-ci serait causé par l'accumulation de toxines pendant la période de veille ; ces toxines seraient progressivement détruites pendant le repos. L'auteur assimile la diapause de la Chrysomèle à un phénomène de cet ordre.

Hypothèse de E. Roubaud. — L'hypothèse de K. SAJO sur le déterminisme de la diapause a été reprise par E. ROUBAUD. Pour ce dernier également, les arrêts de développement sont la

conséquence d'une intoxication qui aurait pour base l'accumulation dans l'organisme de produits d'excrétion. Originellement, E. ROUBAUD attribue ce rôle toxique à des urates (*Lucilia sericata*, *Mydæa platyptera*, *Pyrausta nubilalis*), sans s'appuyer sur aucune analyse précise ni donner aucune preuve. Ces urates, recherchés par H. L. PARKER et W. R. THOMPSON (1927) chez *P. nubilalis*, n'ont pu être mis en évidence. Les Pyrales examinées par ces auteurs ont été prises soit au début, soit à la fin de l'hibernation. Un nombre considérable de larves disséquées pour cette recherche ont montré, en toutes circonstances, des tubes de Malpighi d'aspect identique. Ils sont irrégulièrement gonflés, les cellules en sont bourrées d'une substance granulaire envisagée comme étant une substance d'excrétion, mais qui, en aucun cas, n'a présenté la réaction caractéristique de l'acide urique. Mais, je ne fais pas porter la critique de l'hypothèse de E. ROUBAUD sur la nature précise de la substance chimique qui occasionnerait la diapause; la théorie de l'intoxication peut être envisagée, quelle que soit la nature du corps toxique. D'ailleurs, E. ROUBAUD ne semble pas donner une importance de premier plan à la nature chimique de ce toxique; son hypothèse demeure, lorsqu'il attribue la diapause des *Stegomyia*, non plus aux urates, mais aux carbonates d'ammoniaque ou de calcium, ou à la guanine (1929, p. 1134-1140).

De plus, la diapause, telle que la conçoit E. ROUBAUD, serait héréditaire. Par exemple: une génération pourrait avoir un développement normal, mais, « cette continuité même dans l'activité biologique, si elle est sans effet sur cette génération elle-même, pèse lourdement sur la suivante à laquelle elle lègue des tares de fatigue précoce et d'intoxication » (1922, p. 493). Pour certaines espèces, l'accumulation de ces « tares » se ferait au cours de plusieurs générations. Au lieu d'une, on aurait plusieurs générations à développement normal, suivies d'une génération spéciale qui présenterait une diapause. Celle-ci serait alors indispensable à la persistance de l'espèce. Ce serait, une « épuration réactivante », particulièrement favorisée par le froid. Pendant une « période d'athermobiose, la vie de l'Insecte, maintenu à une température inférieure à celle qui permet l'activité des échanges, n'est plus qu'une vie rénale, une vie

d'excrétion. Par là, nous apparaît le caractère indispensable de cette phase biologique » (p. 497).

Suivant E. ROUBAUD, certaines espèces d'Insectes ont donc une diapause héréditaire, cyclique et obligatoire, liée à des « nécessités d'excrétion », (1922, p. 543) résultant de l'activité métabolique des générations antérieures : ce sont les « hétérodynames ».

D'autres espèces, au contraire, « ne supportent point les conséquences du labeur physiologique excessif des générations précédentes », (p. 491). Les générations se succèdent alors régulièrement sans qu'aucune d'entre elles ne présente de diapause : ce sont les « homodynames ».

1. — LA DIAPAUSE EST-ELLE LE RÉSULTAT D'UNE INTOXICATION HÉRÉDITAIRE ? — On peut évidemment concevoir que, dans certaines conditions, une génération, voire plusieurs, nettement défavorisées dans leur développement par de mauvaises conditions de milieu, ne puissent engendrer que des œufs débiles, donnant par la suite des larves chétives, prédisposées à vivre en diapause.

Au contraire, E. ROUBAUD estime que la cause essentielle de cette phase de dépression physiologique correspond à un « effort métabolique de la génération antérieure » (p. 493). On pourrait objecter que par « effort métabolique » l'auteur invoque une activité métabolique anormale ; il n'en est rien car il précise que, pour les espèces « hétérodynames » « il y a *des-harmonie* (sic) entre la puissance multiplicatrice de ces espèces et leurs facultés physiologiques d'excrétion. Précocement surchargées par les poisons qu'entraîne le fonctionnement normal de leur activité, ces espèces lèguent à leurs générations tardives un patrimoine héréditaire d'intoxication qui les conduit rapidement à l'impuissance, à l'incapacité de développement » (p. 492).

En ce qui concerne *L. sericata*, espèce définie « hétérodyname » en 1922 (p. 471), j'ai pu montrer que la diapause n'était pas héréditaire. Sans que ce résultat soit directement critiqué en 1931 par E. ROUBAUD, celui-ci distingue entre une *L. sericata* « hétérodyname » et une *L. sericata* « homodynname ». Pour lui, cette espèce demeure, en effet, une espèce qui présente une diapause « qui survient soudainement » et

qui est l'« expression d'un cycle de fatigue dans la succession des générations » ; mais cette « fatigue ne frappe pas au même degré tous les individus d'une même génération » ce qui permet de faire une sélection. Cette « sélection continue dans ces élevages forcés à la chaleur, des individus qui ont résisté à l'inertie cyclique et n'ont point connu la fatigue » permet l'obtention de *Lucilia* « évolutivement *infatigables* », c'est-à-dire que : « à l'hétérodynamie primitive, succède l'homodynamie » (p. 205).

1° Toutes les expériences que j'ai faites avec *L. sericata*, celles qui sont relatées dans ce travail, comme les observations que j'ai données dans mes notes antérieures, ont été effectuées avec des individus provenant de la ponte de Mouches captives issues de lignées diverses. Dans les élevages maintenus, pendant plusieurs années, dans les conditions optima, la sélection dont parle E. ROUBAUD n'existe pas. Le même type d'évolution se maintient, dans toutes les générations, à diverses températures, tant que les conditions de milieu sont surveillées avec soin, et cela pour tous les individus observés.

2° En dehors du fait que les nombreux élevages qui ont servi à ce travail ne proviennent pas de la « sélection continue » des individus qui n'ont pas « connu la fatigue », que vaut l'argument lui-même, à savoir la production chez une espèce « hétérodynamie », d'une lignée d'individus « évolutivement *infatigables* » ? Cet argument montre simplement que la diapause n'est pas un phénomène d'intoxication héréditaire de l'espèce. L'existence seule d'une telle lignée, où l'on pourrait à volonté prélever des individus et provoquer expérimentalement une diapause semblable à la diapause observée dans la nature, mettrait en évidence que cet arrêt de développement n'est pas héréditaire, mais sous la dépendance étroite du milieu.

2. — LA DIAPAUSE EST-ELLE OBLIGATOIRE ? — D'après E. ROUBAUD la phase de diapause correspond, comme il a été dit plus haut, à une « *cure d'élimination* » (1922, p. 528). La diapause à un stade quelconque représente un « agent de *rajeunissement obligatoire* qui confère cycliquement aux individus la vigueur nécessaire pour un développement rapide » (1929, p. 1200).

Le seul fait d'avoir obtenu un développement continu de

Lucilia sericata, *Phormia groenlandica*, *Mormoniella vitripennis*, définis jusqu'à ce jour comme espèces « hétérodynames » par E. ROUBAUD, montre que cette diapause n'est pas une phase obligatoire dans la succession des générations d'un Insecte.

L'affirmation de ce caractère obligatoire de la diapause se retrouve dans tous les travaux du même auteur et particulièrement dans celui qui concerne les *Aédines*. Il est impossible d'entrer ici dans une critique détaillée. On constate, dans l'ensemble de ce travail (1929), que toutes les expériences consistent — d'une part, à mettre l'Insecte, à divers stades de son évolution, dans des milieux qui sont plus ou moins défavorables à son développement — d'autre part, à observer et comparer à certains stades des lots d'individus dont le développement antérieur s'est effectué dans diverses conditions de milieu défavorables — enfin, à expérimenter avec des *Aédines* dont les ascendants ont vécu également dans des conditions précaires. E. ROUBAUD obtient naturellement des phases d'arrêt. Cela est fort intéressant et prouve, une fois de plus, l'action du milieu sur la marche du cycle. La diapause est, en effet, le plus souvent « inévitable », après l'action de conditions nuisibles ; mais, n'est-il pas abusif de la qualifier d'inévitable dans l'évolution d'une espèce en affirmant qu'elle serait utile, voire indispensable au maintien du fonctionnement physiologique normal. La diapause paraît si indispensable à E. ROUBAUD que ses conceptions sur la nécessité du phénomène l'entraînent parfois fort loin des interprétations objectives. Selon cet auteur, la diapause et son utilité seraient en quelque sorte pressenties par l'Insecte lui-même. On relève, en effet, cette idée en ce qui concerne les *Aédines*. Les femelles de cette espèce choisiraient leur lieu de ponte de manière à laisser les œufs dans un milieu qui soit susceptible de favoriser les réactivations nécessaires à l'éclosion des larves inactives. Cette idée est exprimée p. 1203. « On peut reconnaître, dans ce choix caractéristique du lieu de ponte par les femelles, une adaptation délicate de l'espèce aux actions réactivantes diverses qui sont aptes à favoriser l'évolution. Le dépôt des œufs en surface de l'eau ou sur les bords des gîtes en condition exondée n'est pas indifférent et il est guidé par une attraction sûre dans ses effets pour le bien de l'espèce ».

3. — LA DIAPAUSE EST-ELLE RYTHMIQUE? — Quant à un rythme de diapause, je n'ai jamais pu en mettre en évidence, ayant toujours obtenu, pour les espèces étudiées, un développement uniforme dans les conditions optima.

E. ROUBAUD lui-même ne parvient d'ailleurs jamais à établir ce rythme, qui est cependant un des caractères essentiels de la diapause, telle qu'il la définit. Ainsi, pour les « Diptères supérieurs, l'hétérodynamie, lorsqu'elle existe, se manifeste d'ordinaire avec un caractère immuable; elle est fixée, d'une manière définitive, par voie d'hérédité, suivant un rythme obligatoire, constant pour chaque espèce » (1927, p. 62). C'est alors « l'hétérodynamie régulière ou cyclique ».

Pour les *M. platyptera*, « l'épuration physiologique » (1922, p. 492) interviendrait toutes les deux générations. Cependant, comment interpréter cette étude du rythme « d'asthénie spécifique » (p. 493), si on se reporte au texte même de l'auteur. La génération de vie active accomplit son cycle total en 18 jours, avec une durée de vie larvaire de 8. Pour la génération suivante, affectée de diapause, la croissance est très inégale. Certains individus achèvent seulement leur croissance larvaire après « environ 45 jours » (p. 493), d'autres larves sont encore observées en cours d'alimentation « près de trois mois après la dernière ponte » (p. 493). Or, à propos de cette croissance retardée, l'auteur en découvre certainement le déterminisme, sans l'indiquer, puisqu'il conclut à un rythme obligatoire. On relève, en effet, comme explication de ces inégalités dans les temps de croissance, qu'« il est possible que les médiocres qualités nutritives d'un milieu n'ayant pas été renouvelé, aient un peu influencé le retard évolutif » (p. 493).

Après avoir étudié l'évolution « hétérodynamie » de *Lucilia sericata* et de *Sarcophaga falculata*, après avoir défini le cycle annuel de *Mydœa platyptera*, l'auteur arrive à cette conclusion qu'« on ne possède guère d'indications actuellement sur le nombre de générations annuelles présenté par les autres espèces de Muscides hétérodynames, notamment les Lucilies, les Sarcophages et les Calliphores » (p. 494). Il n'a donc pu, dans son travail de 1922, établir le rythme des deux premières espèces.

Plus tard, E. ROUBAUD, tout en maintenant son interprétation

sur la diapause de *L. sericata*, et après avoir suivi le développement de cette espèce sur plusieurs générations, ne peut cependant pas en préciser le rythme ; il estime alors que le « cycle de fatigue n'est pas, chez *L. sericata*, fixé d'une manière régulière dans l'espèce » (1931, p. 205).

Pour *Phlebotomus pappatasi* Scop., le rythme de diapause n'a également pu être établi ; on aurait pour cette espèce, comme pour *L. sericata*, non plus une « hétérodynamie régulière cyclique », mais un autre type d'hétérodynamie, l'« hétérodynamie non cyclique » (1927, p. 63).

Pour *Aedes argenteus*, le rythme est déconcertant. Les « individus actifs » étudiés par l'auteur ont « une régularité cyclique indiscutable » (p. 1171), comme *M. platyptera*, avec diapause toutes les deux générations. Cependant, quelques lignes plus haut, cet *Aedes* « apparaît essentiellement aussi un organisme hétérodynamie acyclique, puisque, dans ses pontes, le plus habituellement on observe un mélange d'œufs actifs et d'œufs dont les larves primaires sont affectées d'asthénobiose » (1929, p. 1171).

Les données précédentes résument, en partie, les points essentiels de l'hypothèse de E. ROUBAUD. Il a été progressivement amené à créer tout un vocabulaire pour désigner les divers aspects que peut présenter la diapause, d'une part, en raison des nouvelles espèces qu'il a étudiées, d'autre part, en raison des critiques variées qui ont été faites à sa conception.

En effet, alors que le premier travail de E. ROUBAUD a paru en 1922, dès 1923, F. PICARD montre que *Mellittobia acasta* Walk, n'obéit pas à la règle d'alternance régulière cyclique des générations actives et inactives. Chez *M. acasta*, la diapause n'est pas fixée d'une manière héréditaire, elle est subordonnée à l'influence d'une basse température agissant au cours de la croissance larvaire. Dans ce cas, l'action du froid dépasse le temps d'exposition et la larve demeure en diapause à une température élevée. Par la suite, en 1926, E. ROUBAUD et J. COLAS-BELCOURT (1926) ayant observé un fait analogue sur l'*Aedes geniculatus* Ol., l'auteur imagine une nouvelle catégorie d'hétérodynamies, « l'hétérodynamie n'est pas initiale, mais indirecte et induite » (1927, p. 63). Puis, lorsque j'ai eu indi-

qué, en 1929, les conditions nécessaires à l'obtention de cycles réguliers de *L. sericata*, ainsi que les conditions déterminantes de la diapause de cette espèce, pour E. ROUBAUD, *L. sericata* est demeurée une espèce hétérodyname, mais susceptible d'être affectée d'une nouvelle modalité possible de développement, où, à l'« hétérodynamie primitive succède l'homodynamie » et la sélection des « lignées infatigables » (1931, p. 205).

En ce qui concerne, non plus le rythme, mais la situation de la diapause dans le cycle individuel, on retrouve cette même diversité de vocabulaire. Par exemple, E. ROUBAUD a observé de jeunes larves débiles d'*Aedes argenteus* dont l'éclosion est rendue difficile, d'une part, en raison de la faiblesse de la larve, d'autre part, en raison de la résistance des enveloppes ovulaires. De semblables larves ont été obtenues avec *L. sericata* (p. 53). Comme ces larves d'*Aedes* peuvent continuer à vivre parfois fort longtemps dans la coque de l'œuf, l'auteur qualifie, à tort, ces larves d'œufs durables. L'*Aedes* est évidemment en diapause, ainsi que le dit E. ROUBAUD, mais en diapause au stade larvaire. Comme les adultes présenteraient également un arrêt de développement, on aurait alors chez cette espèce deux modalités de diapause, « diapause primaire », puis « diapause secondaire » (1929, p. 1168). Comme cette « diapause secondaire toxique se calque sur la deuto-diapause hivernale d'un Culicide très voisin du *Stegomyia*, l'*Aedes (Finlaya) geniculatus* » (p. 1170), E. ROUBAUD arrive à considérer *Ae. argenteus* comme un organisme « hétérodyname acyclique » mais qui peut posséder « une régularité cyclique indiscutable » grâce à ses deux modalités de diapause : la « diapause primaire » et « la deuto-diapause ».

Un autre point concerne cette fois la caractéristique même de la diapause. Comme j'ai pu obtenir un arrêt du développement de *L. sericata* dans des conditions de milieu connues, d'après E. ROUBAUD, cette espèce devient susceptible d'avoir deux genres de diapause. La « pseudo-diapause », en relation avec les facteurs extérieurs, s'opposant aux « diapauses vraies » obtenues par E. ROUBAUD avec *Culex pipiens* L. « élevé à haute température continue » (1930, p. 324-325).

Si bien que *L. sericata*, telle que la conçoit E. ROUBAUD en 1931, est une espèce hétérodyname, puisque la diapause sur-

viendrait « soudainement dans les élevages normaux indépendamment des conditions extérieures », et se présenterait comme l'expression d'un « cycle de fatigue dans la succession des générations ». Mais « le cycle de fatigue n'est pas fixé d'une manière régulière dans l'espèce », si peu fixé qu'on obtient « l'homodynamie » par sélection, et la « pseudo-diapause » dans ces lignées sélectionnées.

La richesse de vocabulaire de E. ROUBAUD est très grande et l'analyse de ses travaux conduit souvent dans un labyrinthe de qualificatifs.

En dépit de ces critiques, l'hypothèse de E. ROUBAUD a mis en évidence l'intérêt et la nécessité de l'étude biologique systématique d'un phénomène qui a une grande importance, tant au point de vue théorique qu'au point de vue de la lutte contre les Insectes, véhicules fréquents de parasites humains ou prédateurs dangereux des cultures.

CONCLUSIONS

L'analyse expérimentale de l'influence des facteurs externes sur le cycle de quelques Insectes, jointe aux observations recueillies dans la bibliographie, permettent de préciser une série de points, concernant le phénomène de diapause.

1° La distinction entre deux modalités définies de développement, le développement des espèces « homodynames », et celui des espèces « hétérodynames » est parfaitement injustifiée. L'auteur de cette classification en souligne lui-même l'inexactitude par la création de toutes les variétés de nomenclature relevées plus haut pour les besoins de chaque cas particulier. De plus, ces deux mots, en raison même de la définition donnée par E. ROUBAUD et de l'utilisation qui en a été faite par la suite, sous-entendent une cause précise (intoxication) dans le déterminisme des variations de cycle des Insectes. Il est inutile de souligner combien l'utilisation de tels termes peut nuire à l'interprétation impartiale des observations.

Si on veut désigner d'une manière précise les différents aspects du développement des Insectes, observés dans leur milieu et soumis de ce fait au rythme saisonnier et aux variations inévitables de régime, les termes anciens d'espèces univoltines, bi - ou polyvoltines restent seuls exacts. Ils ne préjugent rien, expriment simplement, mais exactement les faits.

2° Il est indispensable, avant même de commencer l'étude de la diapause d'une espèce, de chercher à réaliser les conditions idéales du développement. Cette recherche doit évidemment partir de l'observation exacte du milieu où vit l'espèce choisie, mais ne saurait en être la transcription fidèle, les conditions optima n'étant réalisées dans la nature que d'une manière exceptionnelle.

3° Ces milieux optima ont pu être réalisés au laboratoire

pour plusieurs espèces et particulièrement pour certaines qui, présentent dans la nature des arrêts de développement d'apparence spontanée qui, de ce fait, avaient été interprétés comme indépendants des facteurs extérieurs. Ces espèces appartiennent à deux ordres différents : Diptères, *Lucilia sericata* Meig., *Phormia groenlandica* Zett., *Calliphora erythrocephala* Meig., Hyménoptères, *Mormoniella vitripennis* Walk. L'élevage de ces Insectes, dans des conditions constantes et les meilleures pour l'équilibre physiologique de l'organisme, a permis l'obtention de développements continus; ce résultat permet de conclure que la diapause n'est pas un épisode nécessaire dans la vie des Insectes, qu'elle n'est pas non plus un épisode obligatoire.

Ces affirmations et leur généralisation peuvent sembler téméraires à tous ceux qui voient, dans la diapause de certaines espèces, une nécessité biologique. Mais, cette dernière opinion est toujours inévitablement basée sur des observations dans la nature, ou sur des expériences faites sur des animaux élevés dans des conditions de milieu défavorables, ou enfin, sur des observations de trop courte durée.

Dans les deux premiers cas, on interprète et on généralise sans le contrôle indispensable de témoins sains élevés dans les meilleures conditions de milieu possibles.

Dans le troisième cas, si les conditions de milieu optima ont été réalisées pour une espèce, on doit tenir compte de la possibilité d'un rythme de développement acquis et persistant un certain temps, malgré la constance des nouvelles conditions de vie. Dans les conditions naturelles, les espèces univoltines, par exemple, présentent un cycle individuel qui se reproduit, de génération en génération, depuis l'établissement très reculé du régime climatique actuel. Le rythme annuel des conditions thermiques et hygrométriques est à peu près constant. Un Insecte, appartenant à une espèce univoltine, subit donc, depuis l'époque lointaine de son adaptation physiologique au milieu, les mêmes influences externes, aux mêmes phases de son évolution individuelle. Il serait donc surprenant que, pour ces espèces, le régime habituel du développement puisse céder immédiatement aux conditions de vie, en milieu optimum constant. Elles cèdent cependant, après une suite relativement faible

de générations, comme il résulte de l'interprétation des travaux de K. W. BABCOCK et A. PICTET.

Tout autre est le cas des espèces polyvoltines et, particulièrement, des espèces polyvoltines à cycle individuel très court, comme c'est le cas des Insectes étudiés dans ce travail. Ici, les conditions naturelles favorisent chaque année, pendant la saison chaude, le développement de plusieurs générations successives dont le cycle s'effectue dans des conditions relativement favorables. Une ou deux générations annuelles subissent seules les effets de conditions défavorables à une évolution rapide. Dans des cas semblables, la production dans la nature d'un type défini de développement plus ou moins fixe est beaucoup plus difficile. En fait, chaque génération subit des conditions externes relativement variées, dont les fluctuations entraînent fatalement des répercussions physiologiques correspondantes, donc variées également, au cours des diverses générations annuelles successives.

De telles espèces doivent toujours rester sous la dépendance immédiate du milieu, et d'autant plus que le nombre des générations annuelles est élevé. En outre, il faut ajouter que, plus ce chiffre est élevé, plus les variations annuelles de climat ont la possibilité de déterminer un nombre irrégulier de générations d'une année à l'autre. Si bien que, plus une espèce polyvoltine aura un cycle court, moins l'installation d'un rythme naturel fixe sera possible, et moins elle sera susceptible de persister en diapause dans des conditions optima constantes.

Parmi les espèces étudiées dans ce travail, aucune n'a montré la moindre indication d'un rythme héréditairement acquis. La réponse aux facteurs externes optima a été immédiate, observée, sans exceptions, dès la première génération.

4° Une diapause, semblable dans ses manifestations aux diapauses naturelles, susceptibles d'être observées chez des animaux vivant dans leur milieu habituel, a pu être réalisée expérimentalement d'une manière constante.

Les expériences permettent d'affirmer que, pour les espèces étudiées, la diapause est toujours en liaison directe ou indirecte avec le séjour de l'Insecte dans des milieux défavorables.

5° L'action nuisible d'un facteur du milieu est en relation avec la valeur de l'écart que présente ce facteur, par rapport à

l'optimum nécessaire au développement de l'Insecte, et avec le caractère des autres facteurs externes qui lui sont associés.

6° Il est indispensable de tenir compte du stade de développement où se trouve l'Insecte qui subit l'action perturbatrice d'un milieu anormal connu. Cette action varie suivant les différentes étapes du cycle individuel. Même, parfois, à un stade semblable, tous les individus n'ont pas rigoureusement la même réaction.

7° L'action nuisible des différents facteurs du milieu est naturellement variable selon le facteur. Chacun d'entre eux détermine une perturbation physiologique spécifique évidemment différente. Si bien que deux Insectes de la même espèce, à un même stade, peuvent présenter chacun une diapause d'apparence semblable, mais qui correspondra à deux états différents.

On peut donc envisager des diapauses embryonnaires, larvaires, nymphales ou imaginales, mais on ne peut comparer deux Insectes en diapause, même à une phase identique de leur cycle, sans spécifier la cause qui a déterminé l'arrêt du développement.

8° L'action retardatrice d'un facteur sur le développement normal ne se manifeste pas toujours par une diapause immédiate. Celle-ci survient souvent après un temps variable, souvent même à une période ultérieure du cycle de l'Insecte.

9° La diapause, quelle que soit sa durée préalable, est susceptible d'être rompue lorsqu'on connaît d'une manière précise les causes qui l'ont déterminée. Toutefois, il est nécessaire de faire quelques restrictions en ce qui concerne les diapauses occasionnées par une alimentation défectueuse, ou par un séjour dans les milieux défavorables, à la limite des possibilités vitales de l'Insecte.

LISTE DES OUVRAGES CONSULTÉS

1922. ACQUA (C.). — Il valore della costanza della temperatura durante l'incubazione delle uova del baco da seta. *Boll. Staz. Gelsicolt., Ascoli Piceno*, t. I, pp. 43-23.
1923. ACQUA (C.). — Nuove ricerche sulla schiusura estemporanea del seme bachi a ibernazione abbreviata nei primi tempi dalla deposizione. *Boll. Staz. Gelsicolt., Ascoli Piceno*, t. II, pp. 51-69.
1924. ACQUA (C.). — La sospensione mediante il freddo dell'attività embrionale del seme bachi. *Boll. Staz. Gelsicolt., Ascoli Piceno*, t. III, pp. 59-67.
1925. ACQUA (C.). — Temperatura ottimale per l'ibernazione delle uova del baco da seta. *Boll. Staz. Gelsicolt., Ascoli Piceno*, t. IV, pp. 147-156.
1929. ACQUA (C.). — Temperatura e umidità nella vita del baco da seta. *Boll. Staz. Gelsicolt., Ascoli Piceno*, t. VIII, pp. 183-186.
1930. ALLEN MAIL (G.). — Viability in eggs of *Aedes campestris* Dyar and Knäbs (Eulicidæ). *Science*, 170, Août.
1929. ALPATOV (W. W.). — Growth and variation of the larvae of *Drosophila melanogaster*. *Journ. exp. Zool.*, t. LII, pp. 407-439.
1929. ALPATOV (W. W.) and PEARL (R.). — Experimental studies on the duration of life. Influence of temperature during the larval period and adult life on the duration of the life of the imago of *Drosophila melanogaster*. *Amer. Natur.*, t. LXIII, pp. 37-67.
1930. ALPATOV (W. W.). — Experimental studies on the duration of life. The influence of different feeding during the larval and imaginal stages on the duration of life of the imago of *Drosophila melanogaster*. *Amer. Nat.*, t. LXIV, pp. 37-55.
1928. AMAR (J.). — Le quotient respiratoire. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXVI, p. 466.
1927. ANCONA (Umberto d'). — Studi sull' inanizione. I. L'azione del lungo digiuno sulle cellule e sui tessuti. *Amer. Journ. Anatom.*, t. XXXIX, pp. 135-185.
1901. ANGLAS (M. J.). — Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. XXXIV, pp. 363-473, pl. XIX-XXIII.
1929. AUBEL (E.) et LEVY (R.). — Le potentiel d'oxydoréduction dans les larves de mouche (*Phormia regina*). *C. R. Soc. Biol.*, t. CI, p. 1019.
1924. BABCOCK (K. W.). — Environmental studies on the European corn-borer (*Pyrausta nubilalis* HübN). *Journ. Econ. Ent.*, t. XVII, pp. 120-125.
1927. BABCOCK (K. W.). — The European corn-borer *Pyrausta nubilalis* HübN. I. A discussion of its dormant period. *Ecology*, t. VIII, no 1, pp. 45-59.
1927. BABCOCK (K. W.). — The European corn-borer, *Pyrausta nubilalis*

- Hübner. II. A discussion of its seasonal history in relation to various climates. *Ecology* t. VIII, pp. 177-193.
1901. BACHMETJEW (P.). — Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkte aus. Bt. I, Temperaturverhältnisse bei Insekten, 160 p., Leipzig.
1907. BACHMETJEW (P.). — Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkte aus. Bd. II. Einfluss der äusseren Faktoren auf Insekten. Sofia, 944 p.
1930. BARTHÉLEMY (H.). — Contribution à l'étude de l'hibernation et de la maturation des œufs de la Grenouille rousse (*Rana fusca*). *Thèse*. Edit. Univ., 238 p., Strasbourg.
1891. BATAILLON (E.). — Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures. *Thèse*, Paris.
1892. BATAILLON (E.). — Sur le déterminisme physiologique de la métamorphose chez le ver à soie. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXV, p. 61.
1900. BATAILLON (E.). — La théorie des métamorphoses de M. CH. PÉREZ. *Bull. Soc. ent. Fr.*, pp. 58-62.
1901. BATAILLON (E.). — La pression osmotique et l'anhydrobiose. *C. R. Soc. Biol.*, t. LIII, p. 437.
1912. BANKS (N.). — The structure of certain Diptera larvae with particular reference to those in human foods. *U. S. Department of agricult., Technical series*, n° 22.
1906. BAU (E.). — Genera Insectorum, Diptera. Bruxelles.
1904. BAUER (V.). — Zur inneren Metamorphose des Centralnervensystems der Insecten. *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. 10, pp. 118-133.
1914. BAUMBERGER (J. R.). — Studies in the longevity of insects. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, t. VII, n° 4, pp. 323-354.
1917. BAUMBERGER (J. R.). — Hibernation : a periodical phenomenon. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, t. X, pp. 179-186.
1928. BEATTIE (M. V. F.). — Observations on the thermal death points of the blow fly at different relative humidities. *Bull. Ent. Res.*, t. XVIII, pp. 397-403.
1926. BELEHRADEK (Jan). — Sur la formule générale exprimant l'action de la température sur les processus biologiques. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCV, p. 1449.
1929. BELEHRADEK (Jan). — L'emploi de la formule d'Arrhenius en biologie est-il justifié. *Protoplasma*, t. X, pp. 311-317.
1909. BELLION (M.). — Contribution à l'étude de l'hibernation chez les Invertébrés. Recherches expérimentales sur l'hibernation de l'Escargot (*Helix pomatia* L.). *Thèse*, Fac. Sc. Lyon, 139. p.
1915. BISHOPP (F. C.), DOVE (W. E.) and PARMAN (D. C.). — Notes on certain points of economic importance in the Biology of the House Fly. *II. Econ. Entom.*, Concords VIII, n° 1, February, pp. 54-71.
1913. BISHOPP (F. C.). — The stable Fly. *U. S. dep. Agric. Farmers Bull.*, 540, Washington.
1921. BISHOP (G. H.). — Cell metabolism in the Insect's fat body. I. Cytological changes accompanying growth and histolysis of the fat body of *Apis mellifica*. *Journ. of Morphol.*, t. XXXVI, pp. 567-601.
1926. BLISS (Ch. I.). — Temperature characteristics for prepupal development in *Drosophila melanogaster*. *Journ. Gen. Physiol.*, t. IX, pp. 467-495.

1923. BLUNCK (Hans). — Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* von Ei bis zur Imago. 2 Teil. Die Metamorphose (B. Das Larven und das Puppen leben). *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. CXXI, p. 4394, 44 fig., 49 t.
1899. BOAS (J. E. V.). — Einige Bemerkungen ueber die Metamorphose der Insecten. *Zool. Jahrb.*, t. XII, p. 385, 20 pl., 3 fig.
1930. BODENHEIMER (F. S.). — Studien zur Epidemiologie, Oekologie und Physiologie der afrikanischen Wanderheuschrecke (*Schistocerca gregaria* Forsk.). *Zeit. angew. Ent.*, t. XV, pp. 4-123.
1921. BODINE (J. H.). — Factors influencing the water content and the rate of metabolism of certain Orthoptera. *Journ. Exp. Zool.*, t. XXXII, pp. 437-464.
1923. BODINE (J. A.). — Hibernation in Orthoptera. I. Physiological changes during hibernation in certain Orthoptera. *Journ. Exp. Zool.*, t. XXXVII, pp. 457-476.
1925. BODINE (J. H.). — Effect of temperature on the rate of embryonic development of certain Orthoptera. *Journ. Exp. Zool.*, t. XLII, pp. 91-109.
1925. BODINE (J. H.). — Physiology of the Orthoptera. *Biol. Bull.*, t. XLVIII, pp. 79-82.
1928. BODINE (J. H.). — Insect metabolism. *Biol. Bull.*, t. LV, pp. 395-403, 7 fig.
1929. BODINE (J. H.). — Factors influencing the rate of respiratory metabolism of a developing egg (Orthoptera). *Physiol. Zoology*, t. II, pp. 459-482, 14 fig.
1925. BODINE (J. H.) and FINK (D. E.). — A simple microvessel with electrode for determining the hydrogen ion concentration of small amount of fluid. *Journ. of gener. Physiol.*, t. VII, pp. 735-740, 1 fig.
1925. BODINE (J. H.) and ORR (P. R.). — Respiratory metabolism. *Biolog. Bull.*, t. XLVIII, p. 1141, 5 fig.
1903. BOHN (G.). — Sur les mouvements oscillatoires des *Convolvula Roscoffensis*. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXXXVII, pp. 576-578.
1930. BOISSEZON (P. de). — Contribution à l'étude de la biologie et de l'histophysiologie de *Culex pipiens* L. *Arch. Zool. exp.*, t. LXX, fasc. 4, pp. 281-430.
1926. BONNIER (G.). — Temperature and time of development in the two sexes in *Drosophila*. *Brit. Journ. of Exper. biol.*, t. IV, pp. 186-195.
1910. BORDAGE (E.). — A propos de l'hérédité des caractères acquis. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. XLIV, pp. 51-88.
1907. BOUTAN (L.). — Action du froid dans le traitement des caféières contre le borer indien (*Xylotrechus quadrupes*). *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLV, pp. 464-466.
1907. BOUTAN (L.). — Emploi de la chaleur pour le traitement des caféières contre le *Xylotrechus quadrupes* (CHEVROLAT). *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLV, pp. 883-885.
1912. BRAUN (Max). — Das Mitteldarmepithel der Insektenlarven während der Häutung. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. CIII, pp. 445-469, pl. I-II.
1918. BREITENBRECHER (J. K.). — The relation of water to the behaviour of the potato beetle in a desert. *Publ. Carnegie Inst. Washington*, n° 263, pp. 341-384.
1897. BRUEL (L.). — Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege sammt Annexen von *Calliphora erythrocephala*. *Inaug. Dissert.*, Jena.

1916. BRUGE (W. E.). — Relation between the amount of catalase in the different muscles of the body and the amount of work done by these muscles. *Ann. Journ. Physiol.*, t. XLI, pp. 153-161.
1928. BUCHMANN (W. W.). — Zur Ernährungsphysiologie normaler und hüngrnder Pyrausta-Raupen. I, Ueber die Zellveränderungen im Mitteldarm während der Sekretion. *Zool. Anz.*, t. LXXIX, pp. 223-243.
1928. BUGAJEW (I. I.). — Zum Studium des Baues der malpighischen Gefässe bei den Insecten. *Zool. Anz.*, t. LXXVIII, pp. 244-255.
1924. BUYS (K. S.). — Adipose tissue in Insects. *Journ. of Morphol.*, t. XXVIII, pp. 485-529, pl. 1-8.
1924. BUXTON (P. A.). — Heat, moisture and animal life in deserts. *Proc. Roy. Soc.*, B. 673, pp. 123-131.
1930. BUXTON (P. A.). — Evaporation from the meal-worm (*Tenebrio*, *Coleoptera*) and atmosphere humidity. *Proc. Roy. Soc.*, London, B. 747, pp. 560-577.
1927. CAFFREY (D. J.) and WORTHLEY (L. H.). — A progress report on the investigation of the European corn-borer. *Bull. U. S. Dep. Agric.*, no 1476, pp. 1-154.
1925. CALDWELL (G. J.). — A reconnaissance of the relation between dessication and Carbon dioxide production in animals. *Biol. Bull.*, t. XLVIII, pp. 259-273, 6 fig.
1855. CANDOLLE (A. de). — Géographie botanique raisonnée ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle. 2 tomes. Paris-Genève, t. I (pp. 393-394).
1925. CARTER (W.). — The effect of low temperature on *Bruchus obtectus* Say an insect affecting seed. *Journ. Agr. Res.*, t. XXXI, pp. 165-182.
1912. CONTE (A.). — La variation chez les Papillons de *Bombyx mori*. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLIV, pp. 302-304.
1924. COTTE (J.) et TIAN (A.). — Observations sur le métabolisme de la mouche domestique (*Musca domestica* L.). Réunion plénière. *Soc. Biol.*, t. XCII, p. 193, 5 juin.
1927. COOK (W. C.). — Some effects of alternating temperatures on the growth and metabolism of Cutworm larvae. *Journ. Econ. Ent.*, t. XX, pp. 769-782.
1928. COOK (W. C.). — A note regarding temperature curves. *Journ. Econ. Ent.*, t. XXI, pp. 540-544.
1929. COOK (W. C.). — A bioclimatic zonation for Studying the economic distribution of injurious insects. *Ecology*, t. X, pp. 282-293.
1929. COURTOIS (A.). — Sur la composition du méconium des Lépidoptères. *C. R. Soc. Biol.*, t. CI, p. 365.
1930. COURTOIS (A.). — Sur la teneur élevée de l'azote non protéique chez les Insectes. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXC, p. 1237.
1926. COUSIN (G.). — Influence du temps réservé à la nutrition sur les phases du cycle évolutif et les métamorphoses de *Calliphora erythrocephala*. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCV, p. 565.
1926. COUSIN (G.). — Sur le retard de la nymphose, la limite extrême du jeûne et la réalimentation possible des larves de *Calliphora erythrocephala*. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCV, pp. 601-603.
1929. COUSIN (G.). — Sur les conditions indispensables à la nutrition et à la ponte de *Lucilia sericata* Meig. *C. R. Soc. Biol.*, t. C, pp. 570-571.
1929. COUSIN (G.). — L'alimentation de *Lucilia sericata* Meig. *C. R. Soc. Biol.*, t. C, pp. 648-649.

1929. COUSIN (G.). — Sur le mode de ponte de *Lucilia sericata* Meig. *C. R. Soc. Biol.*, t. C, pp. 731-732.
1929. COUSIN (G.). — Sur les relations entre l'accouplement et le réflexe de ponte de *Lucilia sericata* Meig. *C. R. Soc. Biol.*, t. C, pp. 848-849.
1929. COUSIN (G.). — Sur les conditions extérieures déterminant le lieu de ponte de *Lucilia sericata* Meig. *C. R. Soc. Biol.*, t. C, pp. 820-821.
1929. COUSIN (G.). — Remarques sur la vie larvaire de *Lucilia sericata* Meig. *C. R. Soc. Biol.*, t. CI, pp. 653-654.
1929. COUSIN (G.). — Conditions externes nécessaires pour obtenir un développement normal des larves de *Lucilia sericata* Meig. *C. R. Soc. Biol.*, t. CI, pp. 788-789.
1929. COUSIN (G.). — Influence de l'état hygrométrique du milieu sur l'évolution larvaire de *Lucilia sericata* Meig. *C. R. Soc. Biol.*, t. CI, pp. 943-945.
1929. COUSIN (G.). — Influence de l'alimentation et des gaz toxiques sur la diapause de *Lucilia sericata* Meig. *C. R. Soc. Biol.*, t. CI, pp. 4443-4447.
1929. COUSIN (G.). — Les facteurs externes qui déterminent la reprise de l'évolution larvaire de *Lucilia sericata* Meig et leur relation avec les influences extérieures qui ont provoqué la diapause. *C. R. Soc. Biol.*, t. CI, pp. 4447-4449.
1930. COUSIN (G.). — La diapause de *Lucilia sericata* Meig. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXX, p. 654-655.
1930. COUSIN (G.). — Le développement endoparasitaire de la larve ectoparasite de *Mormoniella vitripennis* Walk. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXC, pp. 4530-4533.
1925. COUTIÈRE (H.). — Diptères. *Biologie médicale*, vol. XV, no 4, pp. 445-475.
1924. CROZIER (W. J.) and STEIR (T. B.). — Critical increments for rhythmic respiratory movements of Insects. *Journ. gen. Physiol.*, t. VII, pp. 429-447.
1925. CROZIER (W. J.) and STEIR (T. B.). — Temperature characteristics for locomotor activity in tent caterpillars. *Journ. physiol.*, t. IX, pp. 49-54.
1899. CUÉNOT (L.). — Sur la détermination du sexe chez les animaux. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. XXXII, p. 462-535.
1899. CUÉNOT (L.). — Le déterminisme du sexe chez les Insectes et en particulier chez les Mouches. *Bibliographie anatomique*, t. V, no 4, p. 45.
1920. DECOPPET (M.). — Le Hanneton. 130 p., Lausanne.
1927. DELAUNAY (H.). — Recherches biochimiques sur l'excrétion azotée des Invertébrés. *Thèse Sciences*, Paris, 496 p.
1924. DEMAISON (L.). — Eclosion tardive de *Deilephila euphorbiae* L. *Bull. Soc. ent. Fr.*, pp. 143-146.
1926. DEMOLL (R.). — Die Atmung des luftatmenden Insekten. *Zool. Anz.*, t. LXIX, p. 8-16.
1928. DEMOLL (R.). — Untersuchungen über die Atmung der Insekten. *Zool. Jahrb. Physiol.*, t. XLV, pp. 515-534, 5 fig.
1926. DEVAUX (E.). — Des animaux en état de jeûne chronique et le mécanisme de la régénération et de la métamorphose. *Rev. gén. Sc.*, t. XXXVII, pp. 669-674.
1902. DEWITZ (J.). — Recherches expérimentales sur la métamorphose des Insectes. — Sur l'action des enzymes (oxydases) dans la métamorphose des Insectes. *C. R. Soc. Biol.* t. LIV, pp. 44-45 (2 notes).

1912. DEWITZ (J.). — L'aptérisme expérimental des Insectes. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLIV, pp. 386-388.
1924. DEWITZ (J.). — Experimentelle Untersuchungen ueber die Verwandlung der Insektenlarven. *Zool. Jahrb., Abt. f. Physiol.*, t. XLI, pp. 245-324, 4 fig.
1894. DISSARD (A.). — Influence de la déshydratation d'un animal sur ses échanges respiratoires. *C. R. Soc. Biol.*, t. XLVI, p. 483.
1894. DISSARD (A.). — Influence de la déshydratation sur la résistance à l'asphyxie. *C. R. Ac. Sc.*, t. XLVI, p. 872.
1869. DUCLAUX (E.). — De l'influence du froid de l'hiver sur le développement de l'embryon du ver à soie et sur l'éclosion de la graine. *C. R. Ac. Sc.*, t. LXIX, pp. 1021-1022.
1876. DUCLAUX (E.). — De l'action physiologique qu'exercent sur les graines de ver à soie des températures inférieures à zéro. *C. R. Ac. Sc.*, t. LXXXIII, pp. 1049-1051.
1878. DUCLAUX (E.). — Sur l'éclosion prématurée des graines de ver à soie. *Rev. des Soc. Sav. (sciences)*, 3^e série, t. I, pp. 289-293.
1844. DUFOUR (L.). — Anatomie générale des Diptères. *Ann. Sc. Nat.*, 3^e série, Zool., t. I, pp. 60-61.
1851. DUFOUR (L.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères. *Mém. des Savants étrangers*, t. II.
1928. DUVAL (M.), PORTIER (P.) et COURTOIS (A.). — Sur la présence de grandes quantités d'acides aminés dans le sang des Insectes. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXVI, p. 652.
1927. DWORKIN (S.) and FINNEY (W. H.). — Artificial hibernation in the woodchuck (*Arctomys monax*). *Amer. Journ. Physiol.*, t. LXXX, pp. 75-81.
1925. EASTHAM (L.). — Peristaltis in the Malpighian tubules of Diptera; preliminary account with a note on the elimination of calcium carbonate from the Malpighian tubules of *Drosophila funebris*. *Quart. Journ. micr. Sc.*, t. LXIX, pp. 375-398, pl. 34.
1930. EPSTEIN (W.). — Zur Frage ueber die Determination des Voltinismus bei Seidenspinner (*Serica mori* L.). *Revue Zool. russe*, t. X, pp. 77-89.
1926. FALCOZ (L.). — Sur la résistance au jeûne chez les Diptères pupipares. *Ass. p. Av. Sc.*, 50^e sess., Lyon, p. 417.
1930. FALCOZ (L.). — Observations biologiques sur divers Insectes des environs de Vienne en Dauphiné. *Bull. Soc. ent. Fr.*, pp. 148-154.
1925. FINK (D. E.). — Metabolism during embryonic and metamorphic development of Insects. *Journ. gen. Physiol.*, t. VII, pp. 527-543.
1925. FINK (D. E.). — Physiological studies on hibernation in the potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say. *Biol. Bul.*, t. XLIX, pp. 381-406, 13 fig.
1885. FRENZEL. — Einiges ueber den Mitteldarm der Insekten sowie ueber Epithelregeneration. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXVI.
1928. FREW (J. G. H.). — A technic for the cultivation of Insect tissues. *Brit. Journ. exp. Biol.*, t. VI, pp. 1-11.
1929. FREW (J. C. H.). — Studies in the metabolism of Insect metamorphosis. *Brit. Journ. exp. Biol.*, t. VI, pp. 205-218.
1928. GABRITSCHESKY (E.). — Senescence embryonnaire, rajeunissement et déterminisme des formes larvaires de *Miastor metraloas* (*Cecidomyidae*, *Diptera*). Etude expérimentale. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. LXII, pp. 478-524, 8 fig.
1928. GABRITSCHESKY (E.). — Expériences sur le déterminisme et la rever-

- sion des caractères polymorphes larvaires de *Miastor metraloas*. *Bull. Soc. ent. Fr.*, pp. 75-79.
1930. GABRITSCHESKY (E.). — Les réductions régulatrices et les compensations hypertrophiques pendant l'ontogénèse et la régénération de l'Araignée *Thomisus onustus*. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. LXIV, pp. 185-190, 5 fig.
1929. GADEAU DE KERVILLE. — Production chez les Insectes desséchés (Coléoptères, Lépidoptères, Hémiptères et Orthoptères) de variations de couleurs par l'action de substances chimiques et de températures élevées. *Bull. Soc. ent. Fr.*, pp. 214-216.
1903. GAMBLE (F. W.) et KEEBLE. — The Bionomics of *Convolvula roscoffensis*. *Proc. of roy. Soc.*, London, t. LXII, p. 95-98.
1928. GEORGE (L.). — Sur la biologie de l'*Apanteles glomeratus* L. *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord*, t. XX, n° 2, pp. 104-112, Alger.
1930. GEROULD (J. H.). — History of the discovery of periodic reversal of heart-beat in Insects. *Science*, p. 264.
1894. GIARD (A.). — L'anhydrobiose ou ralentissement des phénomènes vitaux sous l'influence de la déshydratation progressive. *C. R. Soc. Biol.*, t. XLVI, p. 497.
1896. GIARD (A.). — Retard dans l'évolution déterminée par l'anhydrobiose chez un Hyménoptère chalcidien (*Lygellus epilachnæ*, nov. gen. nov. spec.). *C. R. Soc. Biol.*, t. XLVIII, pp. 837-839.
1900. GIARD (A.). — La métamorphose est-elle une crise de maturité génitale ? *Bull. Soc. ent. Fr.*, t. LXIX, p. 54.
1900. GIARD (A.). — Sur le déterminisme de la métamorphose. *C. R. Soc. Biol.*, t. LII, p. 131.
1902. GIARD (A.). — Sur l'éthologie des larves de *Sciara medullaris* Gd. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXXXIV, pp. 1179-1185.
1923. GLASER (R. W.). — The effects of food on longevity and reproduction in Flies. *Journ. exp. Zool.*, t. XXXVIII, pp. 383-412.
1922. GLENN (P. A.). — Codling-Moth investigations of the State Entomologist's office 1915-17. *Bull. Nat. Hist. surv. Ill.*, t. XIV, pp. 219-288.
1922. GRAHAM (S.). — Effects of physical factors in the ecology of certain insects in logs. *Rep. Min. State Ent.*, t. XIX, pp. 22-40.
1916. GRAHAM-SMITH (G. S.). — Observations on the habits and parasites of common flies. *Parasitology*, t. VIII, pp. 440-544.
1919. GRAHAM-SMITH (G. S.). — Further observations on the habits and parasites of common flies. *Parasitology*, t. XI, pp. 347-384.
1922. GRASSÉ (P.). — Etude biologique sur le Criquet égyptien *Orthacanthacris ægyptia* L. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. LVI, pp. 545-578.
1913. GROSS (A.). — The reactions of Arthropods to monochromatic lights of equal intensities. *Journ. exp. Zool.*, t. XIV, pp. 467-514.
1916. GUEYLARD (F.) et PORTIER (P.). — Recherches sur la résistance au froid de *Cossus* et *Carpocapsa*. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIX, pp. 774-777.
1907. GUYÉNOT (E.). — L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de Mouches. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. XLI, pp. 353-370.
1917. GUYÉNOT (E.). — Recherches expérimentales sur la vie aseptique et le développement d'un organisme en fonction du milieu. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. LI, pp. 1-330.
1922. HALL (F. G.). — The vital limit of exsiccation of certain animals. *Biol. Bull.*, t. XLII, pp. 31-51.

1929. HARNLY (M. H.). — An experimental study of environmental factors in selection and population. *Journ. exp. Zool.*, t. LIII, pp. 141-169.
1927. HASE (A.). — Ueber Temperaturversuche mit den Eiern der Mehlmotte (*Ephestia kuehniella* Zell.). *Arb. biol. Anst. Land. Forstw.*, t. XV, pp. 109-133.
1930. HASE (A.). — Weitere versuche zur Kenntniss der Bettwanzen *Cimex lectularius* L., und *Cimex rotundatus* Sign. *Zeitschr. Parasitenk.*, t. II, pp. 368-418.
1925. HEE (A.) et BONNET (R.). — Influence de la teneur en oxygène du milieu sur l'intensité respiratoire des animaux poikilothermes et des végétaux. *Arch. Internat. Physiol.*, t. XXXV, pp. 279-290.
1914. HEADLEE (T. J.). — Some data on the effect of temperature and moisture on the rate of insect metabolism. *Journ. Econ. Ent.*, t. VII, pp. 413-417.
1925. HEILBRUNN (L. V.). — The use of temperature coefficients in the interpretation of biological processes. *Science*, p. 268.
1925. HELLER (J.). — Recherches sur le métabolisme nymphal des Insectes. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCII, p. 1006.
1925. HELLER (J.). — Sur le métabolisme nymphal des Insectes. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCIII, p. 1632.
1925. HELLER (J.). — Untersuchungen ueber die Metamorphose der Insekten. I. Stoffwechsel und Entwicklungsdauer bei *Deilephila euphorbiae*. *Pflügers. Arch.*, t. CCX, pp. 736-754.
1926. HELLER (J.). — Chemische Untersuchungen ueber die Metamorphose der Insekten. III. Ueber die « subitane » und « latente » Entwicklung. *Biochem. Zeitschr.*, t. CLXIX, pp. 208-234.
1926. HELLER (J.). — Chemische Untersuchungen ueber die metamorphose der Insekten ueber den Hungerstoffwechsel der Schmetterlinge. *Biochem. Zeits.*, t. CLXXII, pp. 74-81.
1928. HELLER (J.). — Badania nad przeobrażeniem owadow. *Acta biol. exp.*, t. II, pp. 225-316.
1930. HELLER (J.). — Sauerstoffverbrauch der Schmetterlingspuppen in Abhängigkeit von der Temperatur. *Zeitschr. vergl. Physiol.*, t. XI, pp. 448-460.
1904. HENNEGUY (F.). — Les Insectes, 804 p., Paris.
1907. HENNINGS (C.). — Beiträge zur Kenntniss der die Insektenentwicklung beeinflussenden Faktoren. *Biol. Zentralb.*, t. XXVII, p. 324-337.
1907. HERMS (W. B.). — An ecological and experimental study of Sarcophagidæ with relation to lake beach debris. *Journ. exp. Zool.*, t. IV, pp. 45-81.
1930. HOLDAWAY (F. G.) and EVANS (A. C.). — Parasitism a stimulus to pupation: *Alysia manducator* in relation to the host *Lucilia sericata*. *Nature*, p. 598.
1924. HOWARD (N. F.). — Studies of the Mexican bean beetle in the South-east. *Bull. U. S. Dept. Agric.*, n° 1243, 50 p.
1923. HUBAULT (E.). — Biologie de deux Chalcidides parasites de certaines espèces du genre *Ips* (Degeer). *Arch. Zool. exp.*, t. LXI, notes et revue, n° 5, pp. 130-138.
1929. HUFF (C.). — Ovation requirements of *Culex pipiens* L. *Biol. Bull.*, t. LVI, pp. 347-350.
1928. HUFNAGEL (A.) et NABIAS (de). — Le radium agit-il sur les Insectes au cours de leur métamorphose ? *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXVII, p. 431.

1927. HUSSEY (R. G.), THOMPSON (W. R.) and CALHOUN (E. R.). — The influence of X Rays on the development of *Drosophila larvae*. *Science*, p. 65.
1923. JANISCH (E.). — Ueber Temperaturabhängigkeit biologischer Vorgänge und ihre kurvenmässige Analyse. *Arch. ges. Physiol.*, t. CCIX, pp. 414-436.
1928. JANISCH (E.). — Die Lebens- und Entwicklungsdauer der Insekten als Temperaturfunktion. *Zeitschr. wiss. Zool.*, t. CXXXII, pp. 176-186.
1930. JANISCH (E.). — Experimentelle Untersuchungen ueber die Wirkung der Umweltfaktoren auf Insekten. I. Die Massenvehrmehrung der Baumwolleneule *Prodenia littoralis* in Ägypten. *Zeitschr. Morph.*, t. XVII, pp. 339-416.
1925. JEZHNIKOV (I.). — Morphologische Veränderungen beim Hungern. *Rev. Zool. Russe*, t. V, pp. 73-90.
1927. KAYSER (Ch.) et GINGLINGER (A.). — Variations systématiques et signification du quotient respiratoire en fonction de la température chez les animaux. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXV, p. 1613.
1912. KEILIN (D.). — Structure du pharynx en fonction du régime chez les larves de Diptères cyclorhaphes. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLV, p. 1548.
1917. KEILIN (D.). — Recherches sur les Anthomyides à larves carnivores. *Parasitology*, t. IX, pp. 327-450.
1924. KEILIN (D.). — Sur l'apparition du contenu gazeux dans les trachées des Insectes. *Proc. Cambridge Philosoph. Soc. Sc.*, t. I, pp. 63-70.
1924. KNIGHT (H. H.). — On the nature of the color patterns in Heteroptera with data on the effects produced by temperature and humidity. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, t. XVII, pp. 258-272.
1884. KOLLMANN (J.). — Die Anpassungsbreite der Batrachier und die Correlation der Organe. *Zool. Anz.*, Jahre. VII, nos 157-184, pp. 266-270.
1924. KOPEC (S.). — Studies on the influence of inanition on the development and the duration of life in Insects. *Biol. Bull.*, t. XLVI, pp. 1-21.
1924. KOPEC (S.). — On the heterogeneous influence of starvation of male and of female Insects on their offspring. *Biol. Bull.*, t. XLVI, pp. 22-24.
1924. KOPEC (S.). — Experiments on the influence of the thyroid gland on metamorphosis and weight of Insects. *Mem. Inst. nat. Polonais Économ. rurale*, t. V, pp. 1-25. Kraków. (Résumé en anglais, pp. 22-23).
1927. KOPEC (S.). — Ueber Entwicklung der Insekten unter dem Einfluss der Vitaminzugabe. *Biologia generalis*, Bd. III, Heft 4, pp. 375-384.
1928. KOPEC (S.). — On the influence of intermittent starvation on the longevity of the imaginal stage of *Drosophila melanogaster*. *Brit. Journ. Exp. biol.*, t. V, pp. 204-211.
1909. KOSMINSKY (P.). — Einwirkung äusserer Einflüsse auf Schmetterlinge. *Zool. Jahrb.*, Bd. XXVII, pp. 361-390.
1911. KOSMINSKY (P.). — Weitere Untersuchungen ueber die Einwirkung äusserer Einflüsse auf Schmetterlinge. *Zool. Jahrb., Abt. Zool. Physiol.*, Bd. XXX, pp. 321-338.
1912. KOSMINSKY (P.). — Einwirkung äusserer Einflüsse auf Schmetterlinge. *Zool. Jahrb.*, Bd. XXXI, pp. 297-302.
1924. KOSMINSKY (P.). — Ueber Erzeugung von Intersexen bei *Stilpnolia salicis* L., im Temperatur-Experiment. *Biol. Zentralb.*, t. XLIV, pp. 15-16.
1914. KROGH (A.). — On the rate of development and CO² production of chrysalids of *Tenebrio molitor* at different temperatures. *Zeitschr. allg. Physiol.*, t. XVI, pp. 178-190.

1918. KUNKEL (B. W.). — The effects of the ductless glands on the development of the flesh flies. *Journ. exp. Zool.*, t. XXVI, pp. 255-264.
1929. KUSNETZOV-UGAMSKI (N.). — Das Massenaufreten einiger Insekten in ihren ueber Winterungsarten und biologische Bedeutung dieser Erscheinung. *Rev. Zool. Russe*, t. IX, pp. 111-125.
1924. LENGKERN (H. von). — Metastelie als Ursache imaginaler Verkrüppelung bei Coleopteren. *Zool. Anz.*, t. LXI, p. 226.
1925. LENGKERN (H. von). — Beeinfluss des Lebenszyklus von *Tenebrio molitor* L., durch äussere Faktoren. *Verh. deuts. Zool. ges.*, t. XXX, pp. 132-135.
1921. LESNE (P.). — La faune entomologique des fosses d'aisances de la région parisienne. Les *Fannia scatophages*. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, n° 1, pp. 53-59.
1906. LINDEN (M. von). — Assimilationstätigkeit bei Puppen und Raupen von Schmetterlingen. *Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abteil.*
1917. LÖB (J.) and NORTHROP (J.). — On the influence of food and temperature upon the duration of life. *Journ. biol. chem.*, t. XXXII, pp. 103-121.
1928. LUDWIG (D.). — The effects of temperature on the development of an insect (*Popillia Japonica* Newman). *Physiol. Zool.*, t. I, pp. 358-389.
1915. LYON (H.). — Does the Housefly hibernate as a pupa? *Psyche*, t. XXII, n° 4, pp. 140-141.
1929. MALDWIN (D. W.). — Hibernation of *Lucilia sericata*. *Nature*, p. 759.
1896. MARCHAL (P.). — Remarques sur la fonction et l'origine des tubes de Malpighi. *Bull. Soc. ent. Fr.*, p. 257.
1897. MARCHAL (P.). — Les Cécidomyies des céréales et leurs parasites. *Ann. Soc. ent. Fr.*, t. LXVI, pp. 1-105.
1889. MARCHAL (P.). — L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, t. III, pp. 31-87.
1907. MARCHAL (P.). — La Cécidomyie du Poirier (*Diplosis pirivora*). *Ann. Soc. ent. Fr.*, t. LXXXI, pp. 5-27.
1928. MELDWIN (R.). — Oxygen consumption of Insect eggs. *Biol. Bull.*, t. LV, pp. 135-142.
1929. MERCIER (L.). — Contribution à la connaissance de l'espèce chez les myodaires supérieurs. La variation chez *Cynomyia mortuorum* (Diptère, Calliphorinæ). Polymorphisme du mâle (pœcilandrie); sa signification. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. LXIII, pp. 399-423.
1927. METALNIKOV (S.) et KORVINE-KROUKOWSKY (M.). — Rôle des centres nerveux dans la métamorphose de l'Insecte. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCVII, p. 1286.
1929. MILLER (D. F.). — Determining the effects of change in temperature upon locomotor movements of fly larvæ. *Journ. exp. Zool.*, t. LII, pp. 293-315.
1910. MORGAN (T. H.). — Cytological studies of centrifuged eggs. *Journ. exp. Zool.*, t. IX, pp. 593-655.
1911. MORGULIUS (S.). — Studies of inanition in its bearing upon the problem of growth. *Arch. Entwickl. Mech.*, t. XXXII, pp. 168-268.
1921. MUTKOWSKI (R. A.). — Studies in the respiration of insects. I. The gases and respiratory proteins of insect blood. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, n° 14, pp. 150-156.
1929. NEEDHAM (D. M.). — The chemical changes during the metamorphosis of Insects. *Biol. Rev. Cambridge*, t. IV, pp. 307-326.
1917. NORTHROP (J. H.). — The effect of prolongation of the period of

- growth on the total duration of life. *Journ. biol. Chem.*, t. XXXII, pp. 123-126.
1925. NORTHROP (J. H.). — The influence of the intensity of light on the rate of growth and duration of life of *Drosophila*. *Journ. of gener. Physiol.*, t. IX, pp. 81-86.
1926. NORTHROP (J. H.). — Carbon dioxide production of life of *Drosophila* culture. *Journ. gener. Physiol.*, t. IX, pp. 319-324.
1925. ORR (P. R.). — Critical thermal increment for oxygen consumption of an insect, *Drosophila melanogaster*. *Journ. gener. Physiol.*, t. VII, pp. 731-734.
1896. PANDELLÉ (L.). — Etudes sur les Muscides de France.
1910. PANTEL (J.). — Recherches sur les Diptères à larves entomobies. Caractères parasitiques au point de vue biologique, éthologique et histologique. *La Cellule*, t. XXVI, pp. 27-216.
1927. PARKER (H. L.) and THOMPSON (W. R.). — A contribution to the study of hibernation in the larva of the European corn-borer (*Pyrausta nubilalis* Hübn.). *Ann. ent. Soc. Amer.*, t. XX, pp. 40-22.
1929. PARKER (J. R.). — Some effects of temperature and moisture upon the activities of grasshoppers and their relation to grasshopper abundance and control. *Trans. Int. Cong. Ent. Ithaca*, t. II, pp. 322-332.
1930. PARKER (J. R.). — Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus*, Saussure, and *Camnula pellucida*, Scudder. *Bull. Univ. Montana Agric. Exp. Station*, n° 223, 133 p.
1926. PAYNE (N. M.). — The effect of environmental temperatures upon insect freezing point. *Ecology*, t. VII, pp. 99-106.
1927. PAYNE (N. M.). — Measures of insect cold hardiness. *Biol. Bull.*, t. LII, pp. 449-457.
1927. PAYNE (N. M.). — Two factors of heat energy involved in insect cold hardiness. *Ecology*, t. VIII, pp. 194-196.
1927. PAYNE (N. M.). — Freezing and survival of Insects at low temperatures. *Journ. Morph.*, t. XLIII, pp. 521-545.
1927. PEAIRS (L. M.). — Some phases of the relation of temperature to the development of insects. *Agric. Exp. Station West Virginia Univ.*, *Bull.* 208, pp. 1-62.
1929. PEREDEL'SKY (A.). — Influence de la température sur la variabilité de la Mouche bleue, *Calliphora erythrocephala* Mg. *Rev. Zool. Russe*, t. IX, pp. 50-70.
1903. PEREZ (Ch.). — Contribution à l'étude des métamorphoses. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. XXXVII, pp. 193-423.
1910. PEREZ (Ch.). — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala*). *Arch. Zool. exp.*, t. IV, pp. 1-274.
1912. PICARD (F.). — Hygrophilie et phototropisme chez les Insectes. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. XLVI, pp. 235-247.
1913. PICARD (F.). — La Teigne des pommes de terre (*Phthorimaea operculella*). *Ann. Epiphyties*, t. I, pp. 106-176.
1913. PICARD (F.). — Sur la parthenogénèse et le déterminisme de la ponte chez la Teigne des pommes de terre. *Phthorimaea operculella* Zell. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLVI, p. 1097.
1919. PICARD (F.). — La faune entomologique du Figuier. *Ann. Epiphyties*, t. VI, pp. 34-174.
1922. PICARD (F.). — Contribution à l'étude des parasites de *Pieris brassicae* L. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. LVI, pp. 54-130.

1923. PICARD (F.). — L'hibernation des chenilles de *Pieris brassicae* L. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. LVII, pp. 98-106.
1923. PICARD (F.). — Recherches biologiques et anatomiques sur *Melittobia acasta* Walk. Hyménoptère Chalcidien. *Bull. biol. Fr.-Belg.*, t. LVII, pp. 469-508.
1925. PICARD (F.). — Les éclosions retardées chez les parasites de *Rhodites rosae* L. *Feuille Nat.*, n° 13.
1925. PICARD (F.). — Sur la biologie de *Cynips calcis*. *Feuille Nat.*, n° 17, pp. 107-108.
1926. PICARD (F.). — Recherches sur la biologie de l'Altise de la vigne (*Haltica ampelophaga* Guer.). *Ann. Epiphyties*, t. XI, pp. 177-196.
1904. PICTET (A.). — Observations sur le sommeil chez les Insectes. *Arch. Psychol.*, t. III, n° 12.
1904. PICTET (A.). — Variations des papillons provenant de l'humidité. *Arch. Sc. phys. nat.*, sér. 4, t. XVII, pp. 110-112.
1904. PICTET (A.). — Variations dans le cycle évolutif des Lépidoptères. *Arch. Sc. phys. nat.*, Genève, sér. 4, t. XVIII, pp. 608-612.
1905. PICTET (A.). — Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des Papillons. *Mém. Soc. Phys. nat. Genève*, t. XXXV, pp. 45-127.
1906. PICTET (A.). — Diapauses embryonnaires, larvaires, nymphales chez les Insectes Lépidoptères. *Bull. Soc. Lépid. Genève*, t. I, pp. 98-153.
1907. PICTET (A.). — Diapauses hivernales chez les Lépidoptères. *Arch. Sc. phys. nat.*, sér. 4, t. XXIII, pp. 302-305.
1909. PICTET (A.). — Diapauses nymphales chez quelques Lépidoptères. *Arch. Sc. phys. nat.*, sér. 4, t. XXVII, pp. 87-90.
1910. PICTET (A.). — Sur le sommeil hivernal de *Lasiocampa quercus*. *C. R. Soc. lépid. Genève*, n° 2, pp. 10-12.
1913. PICTET (A.). — Nouvelles recherches sur l'hibernation des Lépidoptères. *Arch. Sc. phys. nat.*, sér. 4, t. XXXV, pp. 301-304.
1913. PICTET (A.). — Recherches expérimentales sur l'hibernation de *Lasiocampa quercus*. *Bull. Soc. lépid. Genève*, t. II, fasc. IV, pp. 179-206.
1913. PICTET (A.). — Recherches expérimentales sur la résistance au froid et la longévité des Lépidoptères à l'état adulte. *Bull. Soc. lépid. Genève*, t. II, fasc. V, pp. 206-212.
1913. PICTET (A.). — Le rôle joué par la sélection naturelle dans l'hibernation des Lépidoptères. *C. R. IX^e Congrès internat. Zool.*, Monaco, pp. 774-788.
1916. PICTET (A.). — Observations biologiques et recherches expérimentales sur l'hibernation d'*Abraxas grossulariata* L. *Ibid.*, t. III, fasc. 3, pp. 164-188.
1917. PICTET (A.). — Influence de la pression atmosphérique sur le développement des Lépidoptères. *Arch. Sc. phys. Nat.*, sér. 4, t. XLIV, pp. 413-454.
1921. PICTET (A.). — Observations biologiques sur *Porthesia similis*, Fuessl., pendant quatre générations. *Bull. Soc. lépidopt. Genève*, t. IV, pp. 186-201.
1922. PICTET (A.). — Recherches sur l'hibernation de *Pieris brassicae* à l'état de chenille. *Ibid.*, t. V, fasc. 1, pp. 47-57.
1916. PIERCE (W. D.). — A new investigation of the relationship of temperature and humidity to Insect development. *Journ. Agr. Res.*, t. V, pp. 1183-1191.

1908. PIERON (H.). — Les facteurs des mouvements périodiques des *Convolvula* dans leur habitat naturel. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, pp. 393-400.
1906. PIERON (H.) et BOHN (G.). — Le rythme des marées et le phénomène de l'anticipation réflexe. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXI, p. 660-661.
1925. PILEWICZOWNA (M.). — Influence du jeûne et de l'alimentation sur le métabolisme respiratoire des Insectes. *Trav. Inst. Nencki, Varsovie*, t. II, n° 39, p. 30.
1884. PLATEAU (F.). — Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des Insectes. *Mém. Ac. Belg.*, t. XLV.
1910. POPOFF (M.). — Experimentelle Zellstudien. III. — Ueber einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. *Arch. f. Zellforsch.*, t. IV, pp. 1-43.
1924. POTONIÉ (H. W.). — Experimentell-kritische Untersuchung ueber die biologische Bedeutung des Umkehrpunktes in der Atmungsintensität kaltblütiger Tiere bei steigender Temperatur. *Biol. Zentralb.*, t. XLIV, pp. 16-57.
1910. POYARKOFF (E.). — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère, la Galerique de l'orme. *Arch. anat. microscop.*, t. XII, pp. 333-474.
1914. RABAUD (E.). et THOMPSON (W. R.). — Notes biologiques sur *Minella chalybeata* Meig., parasite de *Cassida deflorata* Suffr. *Bull. Soc. ent. Fr.*, pp. 329-332.
1918. RABAUD (E.). — Eclisions retardées d'*Urophora macrura* Lw., Diptère gallicole. *Bull. Soc. ent. Fr.*, p. 195.
1902. REIBISCH (J.). — Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Fischereiern. *Wiss. Meeruntersuch.*, Abt. VI, pp. 215-231.
1924. REMY (P.). — Les sécrétions internes et les métamorphoses. *Ann. Sc. Nat.*, t. VIII, pp. 41-73.
1927. ROBINSON (W.). — Water-binding capacity of colloids a definite factor in winter hardiness of insects. *Journ. Econ. Ent.*, n° 30, pp. 80-88.
1928. ROBINSON (W.). — Response and adaptation of insects to external stimuli. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, n° 21, pp. 407-417.
1928. ROBINSON (W.). — Water conservation in insects. *Journ. Econ. Ent.*, n° 21, pp. 897-902.
1929. ROGERS (E.). — The effect of temperature on the oxygen consumption of an insect *Melanoplus differentialis*. *Physiol. Zool.*, t. II, pp. 275-283.
1894. ROLLAT (V.). — Expériences sur les œufs du Ver à soie du Mûrier, race annuelle. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXIX, pp. 612-614.
1918. ROUBAUD (E.). — Rythmes physiologiques et vol spontané chez l'*Anopheles maculipennis*. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXVII, pp. 967-969.
1922. ROUBAUD (E.). — Sommeil d'hiver cédant à l'hiver chez les larves et nymphes de Muscides. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXIV, pp. 964-966.
1922. ROUBAUD (E.). — Etudes sur le sommeil d'hiver pré-imaginal des Muscides. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. LVI, pp. 455-544.
1923. ROUBAUD (E.). — Les désharmonies de la fonction rénale et leurs conséquences biologiques chez les Moustiques. Les faits et leur application. *Ann. Inst. Past.*, t. XXXVII, pp. 627-679.
1925. ROUBAUD (E.). — La réactivation climatique et la distribution géographique des espèces. *C. R. Assoc. fr. Av. Sc.*, t. XLVIII, pp. 982-986.
1926. ROUBAUD (E.) et COLAS-BELCOUR (J.). — La torpeur hivernale obliga-

- toire et ses manifestations diverses chez nos Moustiques indigènes. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXII, pp. 871-873.
1927. ROUBAUD (E.). — Sur l'hibernation de quelques Mouches communes. *Bull. Soc. ent. Fr.*, pp. 24-25.
1927. ROUBAUD (E.). — Les formes de l'hétérodynamie chez les Insectes à plusieurs générations. *Bull. Soc. ent. Fr.*, pp. 61-64.
1927. ROUBAUD (E.). — L'hétérodynamie et le rôle de l'athermobiose dans le cycle évolutif de *Phlebotomus pappatasi*. *Bull. Soc. Path. exot.*, t. XX, pp. 613-619.
1927. ROUBAUD (E.). — L'anhydrobiose réactivante dans le cycle évolutif de la Pyrale du Mais. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXVI, pp. 792-793.
1928. ROUBAUD (E.). — L'influence maternelle dans le déterminisme de l'asthénobiose acyclique. Métagonie et réactifs métagoniques. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXVI, p. 1236-1238.
1928. ROUBAUD (E.). — Biological researches on *Pyrausta nubilalis* Hb. *Internat. corn-borer investigations Sc. Rep.*, 1927-28, pp. 1-40, Chicago.
1929. ROUBAUD (E.). — Recherches biologiques sur le Moustique de la fièvre jaune, *Aedes argenteus* Poiret. Facteurs d'inertie et influences réactives du développement. Les œufs durables et leur importance dans le rajeunissement du cycle évolutif. *Ann. Inst. Past.*, t. XLIII, pp. 1093-1209.
1929. ROUBAUD (E.). — Caractère obligatoire de l'hibernation chez les reines de Vespides annuels. Conséquences biologiques. *Bull. Soc. ent. Fr.*, pp. 83-84.
1930. ROUBAUD (E.). — Suspension évolutive et hibernation larvaire obligatoire provoquées par la chaleur chez le Moustique commun, *Culex pipiens* L. Les diapauses vraies et les pseudo-diapauses chez les Insectes. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXC, pp. 324-326.
1931. ROUBAUD (E.). — Fatigue évolutive cyclique et lignées infatigables chez la mouche verte commune *Lucilia sericata* Meig. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXCI, pp. 204-205.
1927. SAINT-HILAIRE (K.). — Vergleichend-histologische Untersuchungen der malpighischen Gefässe bei Insekten. *Zool. Anz.*, t. XXIII, pp. 218-229.
1896. SAJO (K.). — Sommerschlaf eines Käfers. *Illustr. Wochenz. Entom.*, t. I, pp. 87-89.
1896. SAJO (K.). — Kälte und Insektenleben. *Illustr. Wochenz. Ent.*, t. I, pp. 394-397, 405-407.
1924. SANCHEZ Y SANCHEZ (D.). — Influence de l'histolyse des centres nerveux des Insectes sur les métamorphoses. *Trav. lab. rech. Univ. Madrid*, t. XXII, pp. 209-233.
1925. SANCHEZ Y SANCHEZ (D.). — L'histogenèse dans les centres nerveux des Insectes pendant les métamorphoses. *Trav. lab. Univ. Madrid*, t. XXIII, pp. 29-52.
1928. SCHMIEDER (R.). — Observations on the fat-body in Hymenoptera. *Journ. Morph.*, t. XLV, pp. 121-185.
1877. SHARP (D.). — Observations on the respiratory action of the carnivorous water-beetles. *Journ. of the Linn. Soc.*, t. XIII, Zoology.
1913. SHELFORD (V. E.). — The reactions of certain animals to gradients of evaporating power of air. A study in experimental ecology. *Biol. Bull.*, t. XXV, pp. 79-120.
1927. SHELFORD (V. E.). — An experimental investigation of the relations of

- the codling moth to weather and climate. *Bull. Nat. Hist. Survey*, t. XVI, art. V, pp. 307-440, Urbana.
1918. SILVESTRI (F.). — Descrizione e notizie biologiche di alcuni Imenotteri; Calcididi parassiti di uova di Cigale. *Bol. lab. zool. gen. R. Scuola sup. Agric. Portici*, t. XII, pp. 252-265.
1913. SKINNER (H.). — (Comment la Mouche domestique passe l'hiver). *Entom. news, proceed. Entom. Sect. Ac. Nat. Sc. Philadelphie*, t. XXIV, p. 303.
1927. SMIRNOV (E.), ZHELOCHOVSEV (A. N.). — Einwirkung der Nahrungsmenge auf die Merkmale von *Drosophila funebris* Fabr. *Zool. Anz.*, t. LXX, pp. 58-64.
1924. SING-PRUTHI (H.). — Studies on Insect metamorphosis. I. Prothetely in mealworms. *Proc. Camb. Phil. Soc. (Biol. sc.)*, t. I, pp. 139-147.
1925. SING-PRUTHI (H.). — Studies on Insect metamorphosis. III. Influence of starvation. *Brit. Journ. exp. Biol.*, t. III, pp. 1-8.
1925. SING-PRUTHI (H.). — Recherches sur la métamorphose des Insectes. II. Influence des traumatismes. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCII, p. 76.
1925. SING-PRUTHI (H.). — Moulting of Insects. *Nature*, p. 938.
1926. SING-PRUTHI (H.). — Studies of Insect metamorphosis. IV. Effect of CO₂. *Brit. Journ. exp. Biol.*, pp. 161-165.
1927. SING-PRUTHI (H.). — Prothetely in Insects. *Nature*, p. 394.
1911. SMALLWOOD (W. M.) and ROGERS (G. C.). — Effects of starvation upon *Necturus maculatus*. *Anat. Anz.*, t. XXXIX, pp. 136-142.
1927. SPOONER (C. S.). — A study of the catalase of codling moth larvae. *Bull. Nat. Hist. Survey*, t. XVI, art. VI, pp. 443-446, Urbana.
1896. STANDFUSS (M.). — Handbuch der paläarktischen Gross-Schmetterlinge für Forscher und Sammler. Jena, 392 p.
1930. STELNICEANU (E.). — Effetti delle basse temperature sui bozzoli vivi. *Annuario. R. Staz. bacol. sper. Padova*, t. XLVI, 26 p.
1930. STELNICEANU (E.). — Sulla continuità e discontinuità dell'alimentazione nel baco daséta. *R. Staz. bacol. sper. Padova*, t. XLVI, 41 p.
1924. SUFFERT (F.). — Bestimmungsfaktoren des Zeichnungsmusters beim Saisondimorphismus von *Araschnia levana-prorsa*. *Biol. Zentralb.*, t. XLIV, pp. 173-188.
1927. SUFFERT (F.). — Entwicklung von Schmetterlings-puppen. *Zeitschr. vergl. Physiol.*, t. V, pp. 817-826.
1921. SURCOUF (J. M.). — Notes biologiques sur certains Diptères. 1. Note sur la biologie de *Stomoxys calcitrans* L. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, n° 1, pp. 67-71.
1916. SZWAJSÓWNA (P.). — Le métabolisme physiologique chez les larves du *Tenebrio molitor*. *C. R. Soc. Sc. Varsovie*, t. IX.
1929. TAUCHREIT (F.). — Untersuchungen ueber Atmung und Wasserdampf-abgabe bei Insekten. *Zeit. Biol.*, t. LXXXVII, pp. 377-381.
1927. TAYLOR (J. R.). — Oxygen consumption of individual pupal during metamorphosis. *Journ. morph.*, t. XLIV, pp. 313-339.
1928. TCHANG-YUNG-TAI. — Observations sur la biologie des chenilles de *Galleria mellonella*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, t. LIII, pp. 29-35.
1929. TCHANG-YUNG-TAI. — Recherches expérimentales sur la métamorphose de *Galleria mellonella* et considérations générales sur le développement postembryonnaire des Insectes avec de nouvelles observations histologiques. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. LXIII, pp. 350-376.

1929. TCHANG-YUNG-TAI. — Recherches sur l'histogenèse et l'histophysiologie de l'épithélium de l'Intestin moyen chez un Lépidoptère (*Galleria mellonella* L.). *Bull. biol. Fr. et Belg.* Supplément XII, p. 1-144.
1930. TCHANG-YUNG-TAI. — A propos de la reproduction de *Galleria mellonella* (Lépidoptère). *C. R. Soc. Biol.*, t. CII, p. 49.
1928. TEISSIER (G.). — La grandeur du métabolisme en fonction de la taille. Etude de biométrie théorique. *Ann. Physiol. et Physico-chimie biol.*, t. IV, pp. 1-26.
1928. TEISSIER (G.). — La perte de poids de *Tenebrio molitor* L. lors de la mort par inanition ne dépend pas de la température. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCIX, p. 602.
1928. TEISSIER (G.). — Croissance pondérale et croissance linéaire chez les Insectes. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXVIII, p. 842.
1928. TEISSIER (G.). — Sur l'indépendance relative de la croissance et des mues chez les Insectes. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCVIII, p. 903.
1929. TEISSIER (G.). — Dysharmonies biochimiques dans la croissance larvaire du *Tenebrio molitor* L. *C. R. Soc. Biol.*, t. C, p. 1474.
1931. TEISSIER (G.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. *Thèse*, 238 p., Paris.
1914. THOMPSON (R. W.). — Contribution à la connaissance de la larve *Planidium*. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. XLVIII, pp. 349-349.
1923. THOMPSON (W. R.). — Recherches sur la biologie des Diptères parasites. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. LVII, pp. 174-237.
1930. THOMPSON (W. R.) and PARKER (H. L.). — The morphology and biology of *Eulimneria crassifemur* an important parasite of the European corn borer. *Journ. Agr. Res.*, t. XL, no 4, pp. 321-345.
1927. TISEK (M.). — Beiträge zum Studium der Protoplasmahysterese und der hysteretischen Vorgänge. Protoplasmahysterese bei Insekten. *Arch. Entw. Mech.*, t. CXII, pp. 255-257.
1926. TITSCHACK (E.). — Untersuchungen ueber das wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung. II. *Tineola biselliella* Hum. Gleichzeitig ein Beitrag zur Klärung der Insekten häutung. *Zeits. f. wiss. Zool.*, t. CXXVIII, pp. 509-569.
1906. TOWER (W. L.). — An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. *Carnegie Inst. Wash.*, t. XLVIII, pp. 1-321.
1917. TOWER (W. L.). — Inheritable modification of the water relation in hibernation of *Leptinotarsa decemlineata*. *Biol. Bull.*, t. XXXIII, pp. 229-257.
1924. TOWNSEND (C. H.). — An analysis of insect environment and response. *Ecology*, t. V, pp. 14-25.
1926. TOWNSEND (C. H.). — Methods of environmental work for indicating insect-control measures. *Ecology*, t. VII, pp. 326-337.
1926. TOWNSEND (M. T.). — The breaking-up of hibernation in the codling moth larva. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, t. XIX, pp. 429-439.
1928. TOWNSEND (M. T.). — Seasonal abundance and the vertical migrations of *Lucilia caesar* L. and other insects in an artificial grove. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, t. XXI, pp. 121-131.
1929. UVAROV (B. P.). — Weather and climate in their relation to insects. *Conf. of Empire, meteor. Agric. sect.*, London, pp. 130-146.
1928. UVAROV (B. P.). — Locusts and grasshoppers. *Imp. bur. of Ent.* London, pp. 1-352.

1929. UVAROV (B. P.). — Insect nutrition and metabolism. *Trans. of Ent. Soc.*, t. LXXVI, Part. II, pp. 253-343.
1931. UVAROV (B. P.). — Insects and Climate. *Trans. of Ent. Soc.*, t. LXXIX, Part. I, pp. 1-247.
1902. VANEY (C.). — Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Thèse. *Ann. Univ. Lyon*, nouv. sér., t. I, fasc. 9.
1903. VANEY (C.) et CONTE (A.). — Sur un Diptère (*Degeeria funebris* Mg) parasite de l'Altise de la vigne. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXXXVI, p. 1275.
1926. VAN HERK (A. W. H.). — Les Insectes voient-ils les couleurs? Contribution à la question par des expériences faites sur *Scatophaga stercoraria*. *Arch. Neerland. Physiol.*, t. X, pp. 510-541.
1926. VOUKASSOVITCH (P.). — Contribution à l'étude de *Pteromalus puparum*, Chalcidien parasite interne des Chrysalides. Sur les types aberrants chez *P. puparum*. *Ann. Soc. ent. Fr.*, t. XCV, p. 179-182.
1893. WHEELER (W. M.). — A contribution to Insect embryology. *Journ. of Morph.*, t. IV, (p. 68).
1928. WELCH (P. S.). — The physiology of Insects metabolism. *Ann. ent. Soc. of Amer.*, t. XXI, pp. 476-488.
1921. WESINGER (L.). — Contribution to the biology of the danish Culi-cidæ. *Mem. Ac. Roy. Sc. et Lettres*, Dannemark, 8^e série, t. I, p. 1210.
1914. WHITING (Ph. W.). — Observations on Blow-Flies; duration of the prepupal stage and color determination. *Biol. Bull.*, t. XXVI, pp. 184-194.
1918. WHITING (Ph. W.). — Heredity of bristles in the common greenbottle-fly *Lucilia sericata* Meig. A study of factors governing distribution. *Amer. Nat.*, t. XLVIII, pp. 339-355.
1929. WIGGLESWORTH (V. B.). — Delayed metamorphosis in a predacious mosquito larva and a possible practical application. *Nature*, p. 17.
1911. WOLLMAN (E.). — Sur l'élevage des Mouches stériles. Contribution à la connaissance du rôle des microbes dans les voies digestives. *Ann. Inst. Past.*, t. XXV, pp. 79-88.
1919. WOLLMAN (E.). — Elevage aseptique de larves de la Mouche à viande (*Calliphora vomitoria*) sur un milieu stérilisé à haute température. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXII, p. 593.
1919. WOLLMAN (E.). — Larves de Mouches (*Calliphora vomitoria*) et vitamines. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXII, p. 1208.
1922. WOLLMAN (E.). — Biologie de la Mouche domestique et des larves de Mouche à viande en élevages aseptiques. *Ann. Inst. Past.*, t. XXXVI, pp. 784-788.
1926. WREDE (F.) und KRAMER (H.). — Beiträge zur Atmung der Insekten. II. Ueber den gasstoffwechsel bei der Wasserwanze (*Naucoris cimicoides*). *Pflüg. Arch.*, t. CCXII, pp. 15-23.
1885. YUNG. — De l'influence des variations du milieu physico-chimique sur le développement des animaux. *Arch. Sc. Phys. et Nat.*, t. XIV, p. 502.
1923. ZAROLSKA ZENOBJA. — Recherches histochimiques sur le tissu adipeux des larves et des nymphes de *Tenebrio molitor*. *C. R. Ass. Anat.*, 23^e réunion, pp. 515-519, Prague.
1932. BALACHOWSKY (A.). — Etude biologique des Coccides du bassin occidental de la Méditerranée. *Thèse*, Paris, p. 214.
1929. SHELFORD (V.-E.). — Laboratory and field ecology. London, p. 608.

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE

	Pages
CHAPITRE PREMIER. — Notions sommaires sur la diapause des Insectes	4
CHAPITRE II. — Conditions d'élevage de <i>Lucilia sericata</i> Meig	12
I. — Conditions d'élevage de l'adulte	12
I. — Espace	12
II. — Aération	13
IV. — Lumière	13
V. — Alimentation. Humidité	13
II. — Conditions d'élevage de la larve	15
I. — Alimentation	15
II. — Aération	15
III. — Humidité.	16
IV. — Lumière	16
CHAPITRE III. — Recherche des conditions optima pour le développement et la vie de <i>L. sericata</i> aux différentes phases de son cycle.	17
I. — Relation entre la température et le développement .	18
I. — Mode d'expression des relations entre la température et le développement	19
1. Constante thermique et seuil de développement. —	
2. Seuil théorique et seuil pratique. — 3. Détermina- tion de l'optimum thermique	20

	Pages
II. — Développement de l'œuf	25
I. — Obtention de la ponte	25
II. — Influence de la température	26
III. — Influence de l'humidité	27
IV. — Influence de la lumière	30
III. — Développement larvaire	32
I. — Vitesse du développement en milieu optimum	32
II. — Variations dans les vitesses de développement	32
III. — Limites de la période de croissance	36
IV. — Développement au cours de la période prénymphale	37
I. — Vitesse du développement en milieu optimum	37
II. — Variations dans les vitesses de développement	38
III. — Limites de la période prénymphale	38
V. — Développement au cours de la période nymphale	43
I. — Vitesse du développement en milieu optimum	43
II. — Limites de la période prénymphale	43
CHAPITRE IV. — Etude expérimentale de la diapause	49
I. — Recherche du rythme de la diapause dans les lignées de <i>L. sericata</i>	49
II. — Recherches pour provoquer la diapause au cours du développement embryonnaire	50
I. — Influence des basses températures	50
1. Températures voisines mais au-dessus du seuil de développement. — 2. Températures au-dessous du seuil de développement.	
II. — Influence de l'état hygrométrique	52
III. — Influence de l'état physiologique des parents	54
III. — Recherches pour provoquer la diapause au cours du développement larvaire	56
I. — Influence de la température	56
1. Températures comprises entre le seuil de développement et l'optimum. — 2. Températures inférieures au seuil du développement. — 3. Températures comprises entre l'optimum et la limite vitale supérieure. — 4. Températures fluctuantes et leurs relations avec la rapidité de la croissance.	
II. — Influence de l'humidité	63
III. — Influence de l'alimentation	64

	Pages
IV. — Recherches pour provoquer la diapause au cours de la période prénymphale	78
I. — Influence de la température	79
1. Températures au-dessous de l'optimum. — 2. Températures au-dessous du seuil de développement. — 3. Températures voisines de 0° C. — 4. Températures très basses, — 10 à — 12° C. — 5. Températures au-dessus de l'optimum.	
II. — Influence de l'état hygrométrique	92
1. Action d'une atmosphère desséchée sur des larves en fin d'alimentation. — 2. Action d'une atmosphère desséchée sur des larves qui ont déjà effectué une partie de leur stade prénymphal dans des conditions optima. — 3. Action d'une atmosphère saturée de vapeur d'eau sur des larves prises à la fin de leur période d'alimentation. — 4. Action d'une atmosphère saturée de vapeur d'eau sur des larves prises au cours de leur période prénymphale.	
III. — Influence des atmosphères asphyxiques.	95
IV. — Influence des compressions subies par les larves. . .	96
V. — Influence du surnombre	98
VI. — Influence de la température et de l'humidité . . .	99
1. Action des températures comprises entre le seuil de développement et l'optimum thermique, associées à des conditions hygrométriques différentes. — 2. Action d'une température voisine mais au-dessous du seuil de développement, associée à des conditions hygrométriques différentes. — 3. Action d'une température voisine mais au-dessous de zéro, associée à des conditions hygrométriques différentes. — 4. Action d'une température au-dessus de l'optimum et de conditions hygrométriques différentes.	
VII. — Influence de la température et de l'asphyxie . . .	112
V. — Recherches pour provoquer la diapause au cours de la période nymphale.	114
I. — Influence de la température	115
1. Action des températures comprises entre l'optimum thermique et le seuil de développement. — 2. Action des températures comprises entre le seuil de développement et 0° C. — 3. Action d'une température au-dessus de l'optimum. — 4. Action des températures alternantes comprises entre l'optimum et la limite vitale supérieure.	
II. — Influence de l'état hygrométrique	118
1. Action d'un milieu desséché. — 2. Action d'un milieu saturé de vapeur d'eau. — 3. Action de conditions hygrométriques alternantes.	

	Pages
III. — Influence de la température et de l'humidité . . .	121
1. Action de conditions hygrométriques variables associées à une température voisine du seuil de développement.	
VI. — Recherches pour provoquer la diapause au cours de la vie imaginale.	123
I. — Influence de la température et de l'alimentation . . .	124
1. Action du jeûne et des températures moyennes. —	
2. Action du jeûne et des températures basses. —	
3. Action du jeûne seul. — 4. Action des températures au-dessus de l'optimum, et de la sécheresse sur des Mouches alimentées.	
VII. — Recherches pour provoquer la diapause au stade prénymphal par l'action de facteurs défavorables subis au cours des stades antérieurs	130
<i>Développement embryonnaire.</i>	
I. — Influence d'une température défavorable subie au cours du développement embryonnaire. Répercussion sur le stade prénymphal.	131
1. Action du froid. — 2. Action de la chaleur.	
II. — Influence de l'état hygrométrique du milieu lors du développement embryonnaire et répercussion sur le stade prénymphal	133
1. Action de la sécheresse. — 2. Action d'une humidité excessive.	
III. — Influence d'un état physiologique anormal de l'œuf sur la marche ultérieure du développement	133
<i>Développement larvaire.</i>	
I. — Influence de la température subie au cours du développement larvaire et répercussion sur la durée du stade prénymphal	134
1. Action des températures au-dessous de l'optimum. — 2. Action d'un séjour temporaire à des températures au-dessous du seuil de développement, subi au cours de la croissance. — 3. Action des températures au-dessus de l'optimum thermique. — 4. Action des températures fluctuantes.	
II. — Influence de l'état hygrométrique subi au cours du développement larvaire et répercussion sur la durée du stade prénymphal.	136
1. Action de la sécheresse. — 2. Action d'un excès d'humidité.	
III. — Influence d'un régime defectueux et répercussion sur la durée du stade prénymphal.	138

1. Action d'un milieu nutritif de mauvaise qualité. — 2. Action du jeûne (alimentation irrégulière ou insuffisante).	
IV. — Influence de l'association de plusieurs facteurs défavorables subis au cours de la croissance et répercussion sur la période prénymphale.	141
VIII. — Recherches pour provoquer les diapauses semblables à celles qui se rencontrent dans les conditions naturelles. — Hibernation et estivation expérimentales.	142
I. — Hibernation expérimentale	143
1. Action des températures alternantes moyennes et basses, associées à des conditions d'humidité stables ou fluctuantes, généralement supérieures à l'optimum. — 2. Action de températures alternantes moyennes et basses associées à des conditions hygrométriques déficitaires stables ou fluctuantes (sécheresse dominante).	
II. — Estivation expérimentale	147
1. Action de températures moyennes et élevées, associées à des conditions hygrométriques insuffisantes.	
CHAPITRE V. — Rupture de la diapause chez <i>L. sericata</i>	149
I. — Rupture de la diapause durable. Relations entre les causes déterminantes de la diapause et les facteurs qui provoquent la reprise du développement	151
I. — Diapause durable provoquée par l'action d'un seul facteur externe défavorable.	151
1. Rupture de la diapause durable causée par l'action des températures au-dessous de l'optimum subies, soit au cours de la croissance larvaire, soit au cours de la première phase de la période prénymphale. — 2. Rupture de la diapause occasionnée par l'action des températures au-dessus de l'optimum, subies, soit au cours de la croissance, soit au cours de la vie prénymphale. — 3. Rupture de la diapause durable occasionnée par l'action de la sécheresse subie, soit au cours de la croissance, soit au cours de la vie prénymphale. — 4. Rupture de la diapause occasionnée par l'action d'une humidité excessive, subie soit au cours de la croissance, soit au cours de la période prénymphale. — 5. Rupture de la diapause durable occasionnée par l'action d'un milieu toxique ou d'un début d'asphyxie subis au cours de la croissance ou de la période prénymphale.	
II. — Diapauses durables provoquées par l'association de deux ou plusieurs facteurs défavorables	161

	Pages
1. Rupture d'une diapause provoquée par le froid et la sécheresse. — 2. Rupture d'une diapause provoquée par le froid et l'excès d'humidité. — 3. Rupture d'une diapause provoquée par un excès de chaleur et une insuffisance d'humidité. — 4. Rupture d'une diapause provoquée par un excès de chaleur et d'humidité.	
CHAPITRE VI. — Influence de la diapause sur la métamorphose et la vie imaginaire.	175
I. — Durée comparée de la métamorphose des pupes normales et des pupes issues des larves qui ont vécu en diapause prolongée.	175
1. Métamorphose à la suite d'une diapause due au froid sec. — 2. Métamorphose à la suite d'une diapause due à la sécheresse. — 3. Métamorphose à la suite d'une diapause due à l'excès d'humidité.	
II. — Relations entre le sexe et la diapause	176
III. — Résistance comparée des Mouches issues de larves normales et des larves qui ont vécu en diapause	180
1. — Longévité des deux catégories de Mouches	180
II. — Fécondité comparée des deux catégories de Mouches .	183
1. Ponte d'une femelle normale. — 2. Influence de la diapause sur la ponte. — 3. Influence de la diapause sur la descendance des <i>Lucilia</i> .	

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER. — Influence de la diapause sur la croissance pondérale de <i>L. sericata</i>	189
I. — Croissance pondérale au cours de la vie larvaire . . .	189
1. — Poids des œufs et croissance pondérale en milieu optimum. — 2. Relation entre la marche de la croissance pondérale et la diapause.	
II. — Variations de poids au cours de la période prénymphe et au cours de la nymphose.	193
1. Décroissance normale du poids au cours de la période prénymphe. — 2. Décroissance du poids des larves qui se nymphosent dans un milieu normal, mais avant la fin de leur croissance. — 3. Décroissance normale du poids au cours de la métamorphose.	

	Pages
III. — Perte de poids d'un même lot suivi du début de la prénymphose à l'éclosion	198
1. Perte de poids en milieu normal. — 2. Perte de poids au cours de la période prénymphale et nymphale dans des milieux défavorables. Relations avec la diapause.	
IV. — Variations de poids au cours de la diapause	204
1. Poids au début de la diapause. — 2. Poids minimum susceptible d'être atteint par des larves en diapause. — 3. Comparaison des poids secs des larves normales et des larves en diapause.	
V. — Variations de poids après la rupture de la diapause.	207
1. Poids des larves en diapause due à la sécheresse après essai de réactivation par la chaleur seule. — 2. Poids de larves en diapause due à la sécheresse après essai de réactivation par la chaleur humide. — 3. Poids des larves en diapause par l'humidité après essai de réactivation en milieu sec.	
VI. — Physiologie de la larve pendant la diapause. Rôle de l'eau alimentaire et de la digestion	211
1. Diapause due à la sécheresse et réactivation en milieu humide. — 2. Diapause due au froid intense ou à la sécheresse subis au cours de la première phase de vie prénymphale et réactivation. — 3. Dia- pause due à une alimentation défectueuse et réacti- vation. — 4. Diapause due aux compressions et réac- tivations.	

CHAPITRE II. — Influence de la diapause sur le métabolisme de <i>L. sericata</i>	215
I. — Métabolisme normal.	215
1. Variations du métabolisme au cours de la croissance larvaire. Quotient respiratoire à différentes périodes de la croissance. Intensité respiratoire à différentes périodes de la croissance. — 2. Variation du métabo- lisme au cours du stade prénymphal. Quotient respi- ratoire. Intensité respiratoire. Influence du milieu sur le métabolisme au cours de la période prénym- phale. — 3. Variations du métabolisme au cours du passage du stade prénymphal au stade nymphal. — 4. Variations du métabolisme au cours de la méta- morphose. — 5. Métabolisme des Mouches. — 6. Rela- tions entre la courbe de métabolisme respiratoire normal et la courbe des variations de poids de <i>L. sericata</i> au cours de son cycle.	
II. — Métabolisme au cours de la diapause	226
1. Métabolisme au cours d'une diapause due à la sèche-	

	Pages
resse. — 2. Métabolisme lors de la rupture de la diapause due à la sécheresse.	
III. — Métabolisme des nymphes et des Mouches qui ont vécu en diapause prolongée au cours de la période pré-nymphale	229

TROISIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER. — La diapause chez <i>Calliphora erythrocephala</i> Meig.	231
CHAPITRE II. — La diapause chez <i>Phormia grœnlandica</i> Zett	234
CHAPITRE III. — La diapause chez <i>Mormoniella vitripennis</i> Walk.	235

QUATRIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER. — Diapause expérimentale et diapause naturelle	243
I. — Diapause due au froid modéré	244
I. — Hibernation	248
II. — Reprise du métabolisme après l'hibernation.	250
1. Reprise normale du métabolisme après l'hibernation.	
— 2. Reprise anormale du métabolisme après l'hibernation.	
II. — Diapause due au froid intense	256
Limites de la résistance au froid	258
III. — Diapause due à la chaleur	262
IV. — Diapause due à la sécheresse	265
I. — Rupture de la diapause due à la déshydratation	272
II. — Estivation	274
III. — Hibernation et déshydratation	275
V. — Diapause due à l'humidité	277
VI. — Diapause due à un régime alimentaire anormal ou à un séjour dans un milieu asphyxique	279

	Pages
I. — Alimentation irrégulière.	279
II. — Alimentation défectueuse	283
III. — Milieux toxiques et asphyxiques	284
VII. — Répercussion des états anormaux des parents sur la descendance	287
Diapause et hérédité de son rythme.	
CHAPITRE II. — Théories émises sur la diapause	297
I. — Hypothèses diverses	297
II. — Hypothèse de E. Roubaud	301
1. La diapause est-elle le résultat d'une intoxication héréditaire ? — 2. La diapause est-elle obligatoire ?	
Conclusions	311

DEUXIÈME THÈSE

Étude biologique d'un Chalcidien
(*Mormoniella vitripennis* Walk.)

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 16 février 1932.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Pour le recteur,

l'Inspecteur de l'Académie,

J. PERRON.

85